АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

10

ОКТЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ · ТОМ 61 (1976) № 10

*Журнал основан в 1916 г.*
*Издается 12 раз в год*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. Н. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян,* | *Б. А. Тихомиров* |, *А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

*E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan,* | *B. A. Tikhomirov* |, *A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky.*

УДК (083.74)=82 : 001.4 : 005 : 58

**Н. Н. Забинкова, М. Э. Кирпичников**

# ПРОЕКТ СТАНДАРТИЗАЦИИ РУССКИХ НАЗВАНИЙ СЕМЕЙСТВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ[1]

N. N. ZABINKOVA, M. E. KIRPICZNIKOV. PROPOSAL OF STANDARTIZATION OF RUSSIAN NAMES FOR FAMILIES OF VASCULAR PLANTS

Многие семейства сосудистых растений имеют не одно, а несколько русских названий. Еще более велико число семейств, которые до сих пор вовсе не имели русских названий. Приводятся доводы в пользу того. что названия семейств должны быть образованы однотипно, а именно при помощи прибавления к основе русского родового названия концевого элемента -овые (-евые). Небольшое число исключений специально оговорено.

В статью включен латинско-русский список названий свыше 640 семейств сосудистых растений. Семейства, представленные только ископаемыми растениями, опущены.

1. Вопрос о создании научной ботанической номенклатуры на русском языке встал перед отечественными учеными еще в XVIII в. — одновременно с изданием первых пособий по ботанике. Не касаясь здесь интересной истории этой проблемы,[2] отметим только, что недостаточная разработанность русской номенклатуры неоднократно обсуждалась как в прошлом, так и в наше время. В 1921 г. В. Л. Комаров писал: «Необходимо установление русских названий, которые были бы научно систематизированы».

2. Наибольший вклад в разработку современной русской номенклатуры был сделан коллективом 30-томной «Флоры СССР» (1934—1964). В Предисловии к первому тому этого издания, подписанному В. Л. Комаровым (1934), имеются «основные положения для работы по флоре», включающие 13 пунктов. Один из них — самый большой — целиком посвящен русским названиям, однако рекомендации, содержащиеся в нем, касаются лишь родовых названий и видовых эпитетов.

3. Выход в свет «Флоры СССР» в большой степени способствовал стабилизации русских родовых названий и видовых эпитетов, но мало повлиял на разнобой в наименовании семейств и таксонов более высокого ранга. Как и прежде, среди них отсутствует единообразие, что создает значительные затруднения для авторов научных работ и составителей учебников и различных пособий (определителей, флор, атласов, словарей, энциклопедий и т. п.) и как следствие для тех, кто пользуется этими изданиями (учителей и учащихся, агрономов, лесоводов и вообще для всех, кому приходится иметь дело с названиями таксонов высших рангов). Многочисленные конкретные примеры нестабильности русской номенклатуры растений от семейства и выше ярко проиллюст-

---

[1] Публикуется в порядке обсуждения.

[2] Историю этой проблемы предполагается изложить отдельно. Краткие сведения по этому поводу можно найти в следующих работах: Бреславец Л. П., Б. Л. Исаченко, Н. А. Комарницкий, С. Ю. Липшиц, Н. А. Максимов. Очерки по истории русской ботаники. М., 1947; Щербакова А. А. История русской ботанической (морфологической) терминологии. Тр. Инст. истор. естествозн. и техники АН СССР, т. 32. История биол. наук, вып. 7, 1960.

▲ 1 © Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1976 г.

рированы в статье С. А. Шостаковского (1962). Им же были внесены обоснованные предложения по установлению единых концевых элементов подобно тому, как это сделано в Международном кодексе ботанической номенклатуры (в дальнейшем — МКБН) для латинских названий. К сожалению, работа Шостаковского не получила должного отклика, и путаница среди русских названий надродовых таксонов продолжает существовать до сих пор.

Отметим еще одно обстоятельство: многие семейства и другие таксоны более высокого ранга вовсе не имеют русских названий. В учебниках и других изданиях для них (большей частью это касается тропических растений) приводятся только латинские наименования. Между тем чисто практические задачи (установление торговых связей с большинством стран мира, издание руководств по интродукции и культуре оранжерейных растений, составление сводок растительных ресурсов земного шара, издание пособий типа «Жизнь растений» и т. п.) настоятельно требуют грамотного перевода на русский язык названий всех таксонов.

4. В настоящее время существуют достаточные предпосылки для создания полной русской научной номенклатуры растений. Для этого необходимо соблюдение двух условий. Во-первых, основой названий таксонов любых рангов выше рода должны быть русские родовые названия, а именно те из них, которые в научной номенклатуре служат типом названия семейства;[3] при этом следует иметь в виду, что хотя названия родов обязательны для типификации всех надродовых рангов лишь по семейство включительно, фактически они служат основой и для названий более высоких рангов, в частности для обширной группы порядков. Во-вторых, для русских надродовых названий каждого ранга важно выбрать определенный стандартный словообразовательный элемент; его отсутствие, с одной стороны, приводит к синонимии названий одного ранга, а с другой — к омонимии названий различных рангов. Так, названию семейства *Rosaceae* в русской литературе соответствуют Розовые, Розовидные, Розоцветные, Розанные и Розановые. В то же время слово «Розоцветные» может служить названием не только семейства, но и порядка, т. е. соответствовать латинскому *Rosales*.

Наличие для каждого ранга единого концевого элемента позволило бы устранить эти крайне нежелательные явления и дало бы возможность по названию судить о ранге таксона.

5. Для унификации русской ботанической номенклатуры предполагается построение всех типифицированных названий рангом выше рода по модели «основа русского родового названия плюс стандартный концевой элемент». Ниже этот принцип строго соблюден для всех названий, создаваемых на русском языке впервые, а для названий, уже существующих и ставших традиционными, сделаны некоторые исключения.

6. Число нетипифицированных названий сравнительно невелико, хотя некоторые из них широко распространены, например: Голосемянные и Покрытосемянные (*Gymnospermae* et *Angiospermae*), Однодольные и Двудольные (*Monocotyledones* et *Dicotyledones*), Хвойные (*Coniferae*) и некоторые другие. Обычно они являются прилагательными, в определенной мере отражающими признаки данной группы, причем в этом случае русские названия представляют собою буквальный перевод (кальку) с латинского — принцип, ведущий начало с XIX в. и сохраняющийся в аналогичных случаях до сих пор. Впрочем в последние годы наметилась тенденция к типификации названий всех рангов по отдел включительно, так что сохранившиеся до сих пор нетипифицированные названия имеют скорее характер исключения.

7. Среди типифицированных названий надродовых рангов особенно важны единообразные русские названия для семейства. «Категория

---

[3] «. . .тип названия семейства или любого таксона рангом между семейством и родом — это род, на настоящем или прежнем названии которого основано название данного таксона» (МКБН, 1974, ст. 10, русск. перев.).

семейства является наименьшей среди высших таксономических категорий, но в то же время и наиболее употребительной, а в практическом отношении наиболее важной из них» (Тахтаджян, 1974).

8. Для стандартных русских названий семейств предлагается закрепить уже существующую традицию, в соответствии с которой подавляющее большинство из них образовано от основы русского названия рода — номенклатурного типа семейства — при помощи прибавления к ней концевого элемента -овые (-евые), например: Берёза — Берёзовые, Лук — Луковые Флакуртия — Флакуртиевые, Лён — Льновые, Перец — Перцевые, Подоон — Подооновые и т. п.[4]

9. Следует иметь в виду, что латинские (и греческие) окончания -ес, -он, -ос, -ум, -ус, часто сохраняемые в русском названии рода, в названии семейства опускаются, например:

*Nepenthes* — Непентес, но Непентовые;
*Trochodendron* — Троходендрон, но Троходендровые;[5]
*Symplocos* — Симплокос, но Симплоковые;
*Theligonum* — Телигонум, но Телигоновые;
*Calycanthus* — Каликантус, но Каликантовые.

Исключение составляют названия семейств, образованные от двусложных названий родов, например *Cactus* — Кактус, семейство — Кактусовые.

Кроме того, предлагается сохранять окончание в тех случаях, когда последняя буква основы оканчивается на -о; так, *Aizoon* — Аизоон, семейство — Аизooновые; *Podoon* — Подоон, семейство — Подооновые и *Hypecoum* — Гипекоум, семейство — Гипекоумовые.

10. Не удалось обнаружить ни одного распространенного названия семейства, образованного от названий родов, оканчивающихся на -оа. В подобных случаях наиболее удачным представляется производить названия семейств при помощи элемента -евые; так, *Averrhoa* — Аверроа, семейство — Аверроевые; *Francoa* — Франкоа, семейство — Франкоевые и т. п.

11. При наличии нескольких русских названий для одного семейства, из которых одно уже принято во «Флоре СССР», приводится именно это название, если нет каких-либо серьезных мотивов против подобного выбора. Поэтому, например, из названий Гебеновые, Хурмовые, Чернодревесные и Эбеновые для *Ebenaceae* рекомендуется Эбеновые, как принято во «Флоре СССР». На этом же основании для *Haloragaceae* принято название Сланоягодниковые, а не Галорагидовые, Галораговые, Урутевые и др.; Конскокаштановые — для *Hippocastanaceae*, а не Горькокаштановые, Конские каштаны и Желудниковые; Ореховые, а не Грецкоореховые и Югландовые для *Juglandaceae*; Маслиновые, а не Маслинные или Масличные для *Oleaceae*; Свинчатковые, а не Свинцовниковые и Свинцовковые для *Plumbaginaceae*; Настурциевые, а не Капуциновые и Повертеневые для *Tropaeolaceae* и т. д.

12. Если в литературе имеется нескольких русских названий семейств, ни одно из которых не встречается во «Флоре СССР», принято то, которое фигурирует в наиболее авторитетных и широко распространенных источниках. Так, для сем. *Passifloraceae* указан перевод Страстоцветовые, как это уже сделано в четвертом томе труда «Деревья и кустарники СССР», а не Страстоцветные, Пассифлоровые и Кавалерниковые.

13. Около половины названий родов, от которых образованы названия семейств, в русском языке не имеют эквивалента. Из существующих

---

[4] Отметим, что в прошлом для названий семейств цветковых растений иногда использовался еще элемент -цветные (например, Розоцветные). Кроме того, употреблялись названия типа «Пальмы» и «Злаки» (что лучше, чем «Пальмовые» и «Злаковые», так как нет родов «Пальма» и «Злак»), а изредка — существительные, образованные от наименований родов при помощи конечных элементов -анки (-янки), -ики и т. п., например: Дилленянки (*Dilleniaceae*), Музовики (*Musaceae*) и т. д. (ср. Мартынов, 1821).

[5] По аналогии с этим производное от *Eriocaulon* — Эриокаулон — название семейства должно быть Эриокауловые (а не Эриокаулоновые).

способов создания родовых названий на живом языке (использование народного названия, калькирование, заимствование из древних и новых языков, составление названия исходя из наиболее хорошо выраженного признака растения и т. п.) нами для образования русских названий семейств использован только один — заимствование научного (латинского) названия.

Основанием для этого служит тот факт, что речь идет о растениях, которые на территории Советского Союза не встречаются и, следовательно, название, составленное из русских элементов, не вызывает никакой ассоциации с реальным признаком растения. К тому же такое калькирование (буквальный перевод) далеко не всегда приводит к созданию удачных названий. Заимствованные наименования, напротив, как правило, оказываются благозвучными, а их неоспоримое преимущество состоит в том, что они непосредственно ассоциируются с научными (латинскими) названиями, что представляет явное удобство для всех, кто пользуется специальной ботанической литературой.

Ниже приводится список латинских и предлагаемых нами русских названий семейств.

## ЛАТИНСКО-РУССКИЙ СПИСОК НАЗВАНИЙ СЕМЕЙСТВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

### Div. I. *Psilotophyta*

| | |
|---|---|
| *Psilotaceae* | Псилотовые |
| *Tmesipteridaceae* | Тмезиптерисовые |

### Div. II. *Lycopodiophyta*

| | |
|---|---|
| *Huperziaceae* | Баранцовые |
| *Isoëtaceae* | Полушниковые |
| *Lycopodiaceae* | Плауновые |
| *Selaginellaceae* | Селагинелловые (альтерн. Плаунковые) |

### Div. III. *Equisetophyta*

| | |
|---|---|
| *Equisetaceae* | Хвощовые |

### Div. IV. *Polypodiophyta*

| | |
|---|---|
| *Actiniopteridaceae* | Актиниоптерисовые |
| *Adiantaceae* | Адиантовые |
| *Angiopteridaceae* | Ангиоптерисовые |
| *Aspidiaceae* | Аспидиевые |
| *Aspleniaceae* | Костенцовые |
| *Athyriaceae* | Кочедыжниковые |
| *Azollaceae* | Азолловые |
| *Blechnaceae* | Дербянковые |
| *Cheiropleuriaceae* | Хейроплевриевые |
| *Christenseniaceae* | Христенсениевые |
| *Cryptogrammaceae* | Криптограммовые |
| *Cyatheaceae* | Циатеевые |
| *Danaeaceae* | Данеевые |
| *Davalliaceae* | Даваллиевые |
| *Dennstaedtiaceae* | Денништедтиевые |
| *Dicksoniaceae* | Диксониевые |
| *Dipteridaceae* | Диптерисовые |
| *Dryopteridaceae* | Щитовниковые |
| *Elaphoglossaceae* | Элафоглоссовые |
| *Gleicheniaceae* | Глейхениевые |
| *Grammitidaceae* | Граммитисовые |
| *Hemionitidaceae* | Гемионитисовые |
| *Hymenophyllaceae* | Гименофилловые (врем. альтерн. Тонколистниковые) |
| *Hymenophyllopsidaceae* | Гименофиллопсисовые |
| *Hypolepidaceae* | Гиполеписовые |

| | |
|---|---|
| *Lindsaeaceae* | Линдсеевые |
| *Lomariopsidaceae* | Ломариопсисовые |
| *Lophosoriaceae* | Лофосориевые |
| *Loxsomaceae* | Локсомовые |
| *Lygodiaceae* | Лигодиевые |
| *Marattiaceae* | Мараттиевые |
| *Marsileaceae* | Марсилеевые |
| *Matoniaceae* | Матониевые |
| *Metaxyaceae* | Метаксиевые |
| *Monachosoraceae* | Монахосоровые |
| *Negripteridaceae* | Негриптерисовые |
| *Oleandraceae* | Олеандровые |
| *Onocleaceae* | Оноклеевые |
| *Ophioglossaceae* | Ужовниковые |
| *Osmundaceae* | Чистоустовые |
| *Parkeriaceae* | Паркериевые |
| *Pilulariaceae* | Пилюляриевые |
| *Plagiogyriaceae* | Плагиогириевые |
| *Platyzomataceae* | Платизомовые |
| *Polypodiaceae* | Многоножковые |
| *Pteridaceae* | Птерисовые |
| *Salviniaceae* | Сальвиниевые |
| *Schizaeaceae* | Схизеевые |
| *Sinopteridaceae* | Синоптерисовые |
| *Stromatopteridaceae* | Строматоптерисовые |
| *Thelypteridaceae* | Телиптерисовые |
| *Thyrsopteridaceae* | Тирсоптерисовые |
| *Vittariaceae* | Виттариевые |
| *Woodsiaceae* | Вудсиевые |

## Div. V. *Pinophyta (Gymnospermae)*

| | |
|---|---|
| *Araucariaceae* | Араукариевые |
| *Cephalotaxaceae* | Головчатотиссовые |
| *Cupressaceae* | Кипарисовые |
| *Cycadaceae* | Саговниковые |
| *Ephedraceae* | Эфедровые |
| *Ginkgoaceae* | Гинкговые |
| *Gnetaceae* | Гнетовые |
| *Pinaceae* | Сосновые |
| *Podocarpaceae* | Подокарповые (альтерн. Ногоплодниковые) |
| *Sciadopityaceae* | Сциадопитисовые |
| *Taxaceae* | Тиссовые |
| *Taxodiaceae* | Таксодиевые |
| *Welwitschiaceae* | Вельвичиевые |
| *Zamiaceae* | Замиевые |

## Div. VI. *Magnoliophyta (Angiospermae)*

| | |
|---|---|
| *Abolbodaceae* | Абольбодовые |
| *Acanthaceae* | Акантовые |
| *Aceraceae* | Клёновые |
| *Achariaceae* | Ахариевые |
| *Achatocarpaceae* | Ахатокарповые |
| *Actinidiaceae* | Актинидиевые |
| *Adoxaceae* | Адоксовые |
| *Aextoxicaceae* | Экстоксиковые |
| *Agavaceae* | Агавовые |
| *Agdestidaceae* | Агдестисовые |
| *Aitoniaceae* | Эйтониевые |
| *Aizoaceae* | Аизооновые (врем. альтерн. Аизовые) |
| *Alangiaceae* | Алангиевые |
| *Alismataceae* | Частуховые |
| *Alliaceae* | Луковые |
| *Alseuosmiaceae* | Альсевосмиевые |
| *Alstroemeriaceae* | Альстрёмериевые |
| *Altingiaceae* | Альтингиевые |
| *Amaranthaceae* | Амарантовые (альтерн. Щирицевые) |
| *Amaryllidaceae* | Амариллисовые |
| *Amborellaceae* | Амбореллoвые |
| *Ambrosiaceae* | Амброзиевые |
| *Amygdalaceae* | Миндалевые |
| *Anacardiaceae* | Анакардиевые (альтерн. Сумаховые) |

| | |
|---|---|
| *Anarthriaceae* | Анартриевые |
| *Ancistrocladaceae* | Анцистрокладовые |
| *Anisophylleaceae* | Анизофиллеевые |
| *Annonaceae* | Анноновые |
| *Antoniaceae* | Антониевые |
| *Aphyllanthaceae* | Афиллантовые |
| *Apiaceae* (*Umbelliferae*) | Сельдереевые (альтерн. Зонтичные) |
| *Apocynaceae* | Кутровые |
| *Aponogetonaceae* | Апоногетоновые |
| *Apostasiaceae* | Апостасиевые |
| *Aptandraceae* | Аптандровые |
| *Aquifoliaceae* | Падубовые |
| *Araceae* | Аронниковые (врем. альтерн. Ароидные) |
| *Araliaceae* | Аралиевые |
| *Arecaceae (Palmae)* | Арековые (альтерн. Пальмы) |
| *Aristolochiaceae* | Кирказоновые |
| *Armeriaceae* | Армериевые |
| *Asclepiadaceae* | Ластовневые |
| *Asparagaceae* | Спаржевые |
| *Asphodelaceae* | Асфоделовые |
| *Asteraceae (Compositae)* | Астровые (альтерн. Сложноцветные) |
| *Asteranthaceae* | Астерантовые |
| *Asteropeiaceae* | Астеропейевые |
| *Atherospermataceae* | Атероспермовые |
| *Aucubaceae* | Аукубовые |
| *Austrobaileyaceae* | Австробейлиевые |
| *Averrhoaceae* | Аверроевые |
| *Avicenniaceae* | Авиценниевые |
| *Balanitaceae* | Баланитовые |
| *Balanopaceae* | Баланопсовые |
| *Balanophoraceae* | Баланофоровые |
| *Balsaminaceae* | Бальзаминовые |
| *Barbeuiaceae* | Барбюйевые |
| *Barbeyaceae* | Барбейевые |
| *Barclayaceae* | Барклейевые |
| *Barringtoniaceae* | Баррингтониевые |
| *Basellaceae* | Базелловые |
| *Bat(id)aceae* | Батисовые |
| *Baueraceae* | Бауэровые |
| *Begoniaceae* | Бегониевые |
| *Berberidaceae* | Барбарисовые |
| *Betulaceae* | Березовые |
| *Biebersteiniaceae* | Биберштейниевые |
| *Bignoniaceae* | Бигнониевые |
| *Bixaceae* | Биксовые |
| *Blepharocaryaceae* | Блефарокариевые |
| *Bombacaceae* | Бомбаксовые (альтерн. Баобабовые) |
| *Bonnetiaceae* | Боннетиевые |
| *Boraginaceae* | Бурачниковые |
| *Brassicaceae (Cruciferae)* | Капустовые (альтерн. Крестоцветные) |
| *Bretschneideraceae* | Бретшнейдеровые |
| *Brexiaceae* | Брексиевые |
| *Bromeliaceae* | Бромелиевые |
| *Brunelliaceae* | Брунеллиевые |
| *Bruniaceae* | Бруниевые |
| *Brunoniaceae* | Брунониевые |
| *Buddlejaceae* | Буддлеевые |
| *Burmanniaceae* | Бурманниевые |
| *Burseraceae* | Бурзеровые |
| *Butomaceae* | Сусаковые |
| *Buxaceae* | Самшитовые |
| *Byblidaceae* | Библисовые |
| *Byttneriaceae* | Бюттнериевые |
| *Cabombaceae* | Кабомбовые |
| *Cactaceae* | Кактусовые |
| *Caesalpiniaceae* | Цезальпиниевые |
| *Callitrichaceae* | Болотниковые |
| *Calycanthaceae* | Каликантовые |
| *Calyceraceae* | Калицеровые |
| *Campanulaceae* | Колокольчиковые |
| *Canellaceae* | Канелловые |
| *Cannabaceae* | Коноплёвые |
| *Cannaceae* | Канновые |
| *Canotiaceae* | Канотиевые |
| *Capparaceae* | Каперсовые |

| | |
|---|---|
| *Caprifoliaceae* | Жимолостевые (врем. альтерн. Жимолостные) |
| *Cardiopteridaceae* | Кардиоптерисовые |
| *Caricaceae* | Кариковые (альтерн. Папайевые) |
| *Carlemanniaceae* | Карлеманниевые |
| *Cartonemataceae* | Картонемовые |
| *Caryocaraceae* | Кариокаровые |
| *Caryophyllaceae* | Гвоздиковые (врем. альтерн. Гвоздичные) |
| *Cassythaceae* | Касситовые |
| *Casuarinaceae* | Казуариновые |
| *Celastraceae* | Бересклетовые |
| *Celtidaceae* | Каркасовые |
| *Centrolepidaceae* | Центролеписовые |
| *Cephalotaceae* | Цефалотовые |
| *Ceratophyllaceae* | Роголистниковые |
| *Cercidiphyllaceae* | Багрянниковые |
| *Chenopodiaceae* | Маревые |
| *Chloranthaceae* | Хлорантовые |
| *Chrysobalanaceae* | Хризобалановые |
| *Cichoriaceae* | Цикориевые |
| *Circaeasteraceae* | Цирцеастеровые |
| *Cistaceae* | Ладанниковые |
| *Clethraceae* | Клетровые |
| *Clusiaceae (Guttiferae)* | Клузиевые (альтерн. Капленосные) |
| *Cneoraceae* | Кнеоровые |
| *Colchicaceae* | Безвременниковые |
| *Cochlospermaceae* | Кохлоспермовые |
| *Columelliaceae* | Колумеллиевые |
| *Combretaceae* | Комбретовые |
| *Commelinaceae* | Коммелиновые |
| *Compositae (Asteraceae)* | Сложноцветные (альтерн. Астровые) |
| *Connaraceae* | Коннаровые |
| *Convolvulaceae* | Вьюнковые |
| *Cordiaceae* | Кордиевые |
| *Coriariaceae* | Кориариевые |
| *Coridaceae* | Корисовые |
| *Cornaceae* | Кизиловые |
| *Corsiaceae* | Корсиевые |
| *Corylaceae* | Лещиновые |
| *Corynocarpaceae* | Коринокарповые |
| *Costaceae* | Костусовые |
| *Crassulaceae* | Толстянковые |
| *Croomiaceae* | Крумиевые |
| *Crossosomataceae* | Кроссосомовые |
| *Cruciferae (Brassicaceae)* | Крестоцветные (альтерн. Капустовые) |
| *Crypteroniaceae* | Криптерониевые |
| *Ctenolophaceae* | Ктенолофовые |
| *Cucurbitaceae* | Тыквенные |
| *Cunoniaceae* | Кунониевые |
| *Curtisiaceae* | Кертисиевые |
| *Cuscutaceae* | Повиликовые |
| *Cyanastraceae* | Цианастровые |
| *Cyclanthaceae* | Циклантовые |
| *Cymodoceaceae* | Цимодоцéевые |
| *Cynomoriaceae* | Циномориевые |
| *Cyperaceae* | Осоковые |
| *Cyrillaceae* | Цирилловые |
| *Daphniphyllaceae* | Дафнифилловые |
| *Datiscaceae* | Датисковые |
| *Davidiaceae* | Давидиевые |
| *Davidsoniaceae* | Давидсониевые |
| *Degeneriaceae* | Дегенериевые |
| *Desfontainiaceae* | Дефонтениевые |
| *Dialypetalanthaceae* | Диалипеталантовые |
| *Diapensiaceae* | Диапенсиевые |
| *Dichapetalaceae* | Дихапеталовые |
| *Dichondraceae* | Дихондровые |
| *Diclidantheraceae* | Диклидантеровые |
| *Didiereaceae* | Дидиереевые |
| *Didymelaceae* | Дидимеловые |
| *Diegodendraceae* | Диегодендровые |
| *Dilleniaceae* | Диллениевые |
| *Dioncophyllaceae* | Дионкофилловые |
| *Dioscoreaceae* | Диоскореевые (врем. альтерн. Диоскорейные) |

| | |
|---|---|
| *Dipentodontaceae* | Дипентодоновые |
| *Dipsacaceae* | Ворсянковые |
| *Dipterocarpaceae* | Диптерокарповые |
| *Dirachmaceae* | Дирахмовые |
| *Dodonaeaceae* | Додонеевые |
| *Donatiaceae* | Донатиевые |
| *Dracaenaceae* | Драценовые |
| *Droseraceae* | Росянковые |
| *Duckeodendraceae* | Дакеодендровые |
| *Dulongiaceae* | Дулонгиевые |
| *Dysphaniaceae* | Дисфаниевые |
| *Ebenaceae* | Эбеновые |
| *Ecdeiocoleaceae* | Экдейоколеевые |
| *Ehretiaceae* | Эретиевые |
| *Elaeagnaceae* | Лоховые |
| *Elaeocarpaceae* | Элеокарповые |
| *Elatinaceae* | Повойничковые |
| *Ellisiophyllaceae* | Эллисиофилловые |
| *Emblingiaceae* | Эмблингиевые |
| *Empetraceae* | Водяниковые (альтерн. Вороникoвые, Шикшевые) |
| *Epacridaceae* | Эпакрисовые |
| *Eremolepidaceae* | Эремолеписовые |
| *Eremosynaceae* | Эремосиновые |
| *Ericaceae* | Вересковые |
| *Eriocaulaceae* | Эриокауловые |
| *Erythropalaceae* | Эритропаловые |
| *Erythroxylaceae* | Эритроксиловые (альтерн. Кокаиновые) |
| *Escalloniaceae* | Эскаллониевые |
| *Eucommiaceae* | Эвкоммиевые |
| *Eucryphiaceae* | Эвкрифиевые |
| *Euphorbiaceae* | Молочаевые (врем. альтерн. Молочайные) |
| *Eupomatiaceae* | Эвпоматиевые |
| *Eupteleaceae* | Эвптелеевые |
| *Euryalaceae* | Эвриаловые |
| *Fabaceae (Leguminosae)* | Бобовые |
| *Fagaceae* | Буковые |
| *Flacourtiaceae* | Флакуртиевые |
| *Flagellariaceae* | Флагелляриевые |
| *Fouqieriaceae* | Фукьериевые |
| *Francoaceae* | Франкоевые |
| *Frankeniaceae* | Франкениевые |
| *Fumariaceae* | Дымянковые |
| *Garryaceae* | Гарриевые |
| *Geissolomataceae* | Гейссоломовые |
| *Gentianaceae* | Горечавковые |
| *Geosiridaceae* | Геосирисовые |
| *Geraniaceae* | Гераневые |
| *Gesneriaceae* | Геснериевые |
| *Gisekiaceae* | Гизекиевые |
| *Glaucidiaceae* | Глауцидиевые |
| *Globulariaceae* | Шаровницевые |
| *Goetzeaceae* | Гётцеевые |
| *Gomortegaceae* | Гомортеговые |
| *Gonystylaceae* | Гонистиловые |
| *Goodeniaceae* | Гудениевые |
| *Goupiaceae* | Гупиевые |
| *Gramineae (Poaceae)* | Злаки (альтерн. Мятликовые) |
| *Greyiaceae* | Грейиевые |
| *Griseliniaceae* | Гризелиниевые |
| *Grossulariaceae* | Крыжовниковые |
| *Grubbiaceae* | Груббиевые |
| *Gunneraceae* | Гуннеровые |
| *Guttiferae (Clusiaceae)* | Капленосные (альтерн. Клузиевые) |
| *Gyrocarpaceae* | Гирокарповые |
| *Gyrostemonaceae* | Гиростемоновые |
| *Haemodoraceae* | Гемодоровые |
| *Halophytaceae* | Галофитовые |
| *Haloragaceae* | Сланоягодниковые |
| *Hamamelidaceae* | Гамамелисовые |
| *Hanguanaceae* | Гангуановые |
| *Hectorellaceae* | Гекторелловые |
| *Heliconiaceae* | Геликониевые |
| *Heliotropiaceae* | Гелиотроповые |
| *Helleboraceae* | Морозниковые |

| | |
|---|---|
| *Helwingiaceae* | Хельвингиевые |
| *Henriqueziaceae* | Энрикесиевые |
| *Hernandiaceae* | Эрнандиевые |
| *Heteropyxidaceae* | Гетеропиксисовые |
| *Himantandraceae* | Гимантандровые |
| *Hippocastanaceae* | Конскокаштановые |
| *Hippocrateaceae* | Гиппократеевые |
| *Hippuridaceae* | Хвостниковые |
| *Hoplestigmataceae* | Гоплестигмовые |
| *Huaceae* | Гуовые |
| *Hugoniaceae* | Хьюгониевые |
| *Humbertiaceae* | Амбертиевые |
| *Humiriaceae* | Гумириевые |
| *Hydnoraceae* | Гидноровые |
| *Hydrangeaceae* | Гортензиевые |
| *Hydrastidaceae* | Гидрастисовые |
| *Hydrocharitaceae* | Водокрасовые |
| *Hydrocotylaceae* | Щитолистниковые |
| *Hydrophyllaceae* | Водолистниковые |
| *Hydrostachyaceae* | Гидростахисовые |
| *Hypecouceae* | Гипекоумовые |
| *Hypericaceae* | Зверобоевые (врем. альтерн. Зверобойные) |
| *Hypoxidaceae* | Гипоксисовые |
| *Hypseocharitaceae* | Гипсеохарисовые |
| *Icacinaceae* | Икациновые |
| *Idiospermaceae* | Идиоспермовые |
| *Illecebraceae* | Хрящецветниковые |
| *Illiciaceae* | Бадьяновые |
| *Iridaceae* | Касатиковые |
| *Irvingiaceae* | Ирвингиевые |
| *Iteaceae* | Итеевые |
| *Ixonanthaceae* | Иксонантовые |
| *Juglandaceae* | Ореховые |
| *Julianiaceae* | Юлианиевые |
| *Juncaceae* | Ситниковые |
| *Juncaginaceae* | Ситниковидные |
| *Kingdoniaceae* | Кингдониевые |
| *Kirkiaceae* | Киркиевые |
| *Koeberliniaceae* | Кеберлиниевые |
| *Krameriaceae* | Крамериевые |
| *Labiatae* (*Lamiaceae)* | Губоцветные (альтерн. Яснотковые) |
| *Lacistemataceae* | Лацистемовые |
| *Lactoridaceae* | Лакторисовые |
| *Lamiaceae* (*Labiatae)* | Яснотковые (альтерн. Губоцветные) |
| *Lardizabalaceae* | Лардизабаловые |
| *Lauraceae* | Лавровые |
| *Lecythidaceae* | Лецитисовые |
| *Ledocarpaceae* | Ледокарповые |
| *Leeaceae* | Лиевые |
| *Leguminosae (Fabaceae)* | Бобовые |
| *Leitneriaceae* | Лейтнериевые |
| *Lemnaceae* | Рясковые |
| *Lennoaceae* | Ленноевые |
| *Lentibulariaceae* | Пузырчатковые |
| *Leonticaceae* | Леонтиковые |
| *Lepidobotryaceae* | Лепидоботрисовые |
| *Lepuropetalaceae* | Лепуропеталовые |
| *Lilaeaceae* | Лилéевые |
| *Liliaceae* | Ли́лиевые (врем. альтерн. Лилейные) |
| *Limnanthaceae* | Лимнантовые |
| *Limnocharitaceae* | Лимнохарисовые |
| *Limoniaceae* | Кермековые |
| *Linaceae* | Льновые |
| *Lissocarpaceae* | Лиссокарповые |
| *Loasaceae* | Лоазовые |
| *Lobeliaceae* | Лобелиевые |
| *Loganiaceae* | Логаниевые |
| *Lomandraceae* | Ломандровые |
| *Lophiraceae* | Лофировые |
| *Lophopyxidaceae* | Лофопиксисовые |
| *Loranthaceae* | Ремнецветниковые |
| *Lowiaceae* | Ловиевые |
| *Lythraceae* | Дербенниковые |
| *Magnoliaceae* | Магнолиевые |
| *Malaceae* | Яблоневые |

| | |
|---|---|
| *Malesherbiaceae* | Мальзербиевые |
| *Malpighiaceae* | Мальпигиевые |
| *Malvaceae* | Просвирниковые (альтерн. Мальвовые) |
| *Maranthaceae* | Марантовые |
| *Marcgraviaceae* | Маркгравиевые |
| *Marthyniaceae* | Мартиниевые |
| *Mastixiaceae* | Мастиксиевые |
| *Mayacaceae* | Майяковые |
| *Medusagynaceae* | Медузагиновые |
| *Medusandraceae* | Медузандровые |
| *Melanthiaceae* | Мелантиевые |
| *Melanophyllaceae* | Меланофилловые |
| *Melastomataceae* | Меластомовые |
| *Meliaceae* | Мелиевые |
| *Melianthaceae* | Мелиантовые |
| *Meliosmaceae* | Мелиосмовые |
| *Memecylaceae* | Лесатиковые |
| *Mendonciaceae* | Мендонкиевые |
| *Menispermaceae* | Луносемянниковые |
| *Menyanthaceae* | Вахтовые |
| *Mesembryanthemaceae* | Мезембриантемовые |
| *Mimosaceae* | Мимозовые |
| *Misodendraceae* | Мизодендровые |
| *Mitrastemonaceae* | Митрастемоновые |
| *Molluginaceae* | Моллуговые |
| *Monimiaceae* | Монимиевые |
| *Monotropaceae* | Вертляницевые |
| *Montiniaceae* | Монтиниевые |
| *Moraceae* | Тутовые |
| *Morinaceae* | Мориновые |
| *Moringaceae* | Морингoвые |
| *Musaceae* | Банановые |
| *Myoporaceae* | Миопоровые |
| *Myricaceae* | Восковниковые |
| *Myristicaceae* | Мускатниковые |
| *Myrothamnaceae* | Миротамновые |
| *Myrsinaceae* | Мирсиновые |
| *Myrtaceae* | Миртовые |
| *Najadaceae* | Наядовые |
| *Nandinaceae* | Нандиновые |
| *Napoleonaeaceae* | Наполеонеевые |
| *Naucleaceae* | Навклеевые |
| *Nelumbonaceae* | Лотосовые |
| *Nepenthaceae* | Непентовые |
| *Neuradaceae* | Неврадовые |
| *Nitrariaceae* | Селитрянковые |
| *Nolanaceae* | Нолановые |
| *Nothofagaceae* | Нотофаговые |
| *Nyctaginaceae* | Никтагиновые |
| *Nymphaeaceae* | Кувшинковые |
| *Nyssaceae* | Ниссовые |
| *Ochnaceae* | Охновые |
| *Octoknemaceae* | Октокнемовые |
| *Olacaceae* | Олаксовые |
| *Oleaceae* | Маслиновые |
| *Oliniaceae* | Олиниевые |
| *Onagraceae* | Ослинниковые (альтерн. Кипрейные) |
| *Opiliaceae* | Опилиевые |
| *Orchidaceae* | Орхидеевые (альтерн. Ятрышниковые) |
| *Orobanchaceae* | Заразиховые |
| *Oxalidaceae* | Кислицевые (врем. альтерн. Кисличные) |
| *Paeoniaceae* | Пионовые |
| *Palmae (Arecaceae)* | Пальмы (альтерн. Арековые) |
| *Pandaceae* | Пандовые |
| *Pandanaceae* | Панданoвые |
| *Papaveraceae* | Маковые |
| *Papilionaceae (Fabaceae)* | Мотыльковые (альтерн. Бобовые) |
| *Paracryphiaceae* | Паракрифиевые |
| *Parnassiaceae* | Белозоровые |
| *Passifloraceae* | Страстоцветовые |
| *Pedaliaceae* | Кунжутовые (альтерн. Сезамовые) |
| *Peganaceae* | Гармаловые (альтерн. Могильниковые) |
| *Pelliceriaceae* | Пеллицериевые |
| *Penaeaceae* | Пенеевые |
| *Pentadiplandraceae* | Пентадипландровые |

| | |
|---|---|
| *Pentaphragmataceae* | Пентафрагмовые |
| *Pentaphylacaceae* | Пентафилаксовые |
| *Penthoraceae* | Пенторовые |
| *Peperomiaceae* | Пеперомиевые |
| *Peridiscaceae* | Перидисковые |
| *Periplocaceae* | Обвойниковые |
| *Petermanniaceae* | Петерманниевые |
| *Petiveriaceae* | Петивериевые |
| *Petrosaviaceae* | Петросавиевые |
| *Phellinaceae* | Феллиновые |
| *Philadelphaceae* | Чубушниковые |
| *Philesiaceae* | Филезиевые |
| *Philydraceae* | Филидровые |
| *Phrymaceae* | Фримовые |
| *Physenaceae* | Физеновые |
| *Phytolaccaceae* | Лаконосовые (врем. альтерн. Лаконосные) |
| *Picrodendraceae* | Пикродендровые |
| *Piperaceae* | Перцевые (врем. альтерн. Перечные) |
| *Pistaciaceae* | Фисташковые |
| *Pistiaceae* | Пистиевые |
| *Pittosporaceae* | Питтоспоровые |
| *Plantaginaceae* | Подорожниковые |
| *Platanaceae* | Платановые |
| *Plocospermataceae* | Плокоспермовые |
| *Plumbaginaceae* | Свинчатковые |
| *Poaceae (Gramineae)* | Мятликовые (альтерн. Злаки) |
| *Podoaceae* | Подооновые |
| *Podophyllaceae* | Подофилловые |
| *Podostemaceae* | Подостемовые |
| *Polemoniaceae* | Синюховые |
| *Polygalaceae* | Истодовые |
| *Polygonaceae* | Гречиховые (врем. альтерн. Гречишные) |
| *Pontederiaceae* | Понтедериевые |
| *Portulacaceae* | Портулаковые |
| *Posidoniaceae* | Посейдониевые |
| *Potaliaceae* | Поталиевые |
| *Potamogetonaceae* | Рдестовые |
| *Primulaceae* | Первоцветовые (врем. альтерн. Первоцветные) |
| *Proteaceae* | Протеевые (врем. альтерн. Протейные) |
| *Pteroxylaceae* | Птероксиловые |
| *Pteridophyllaceae* | Птеридофилловые |
| *Pterostemonaceae* | Птеростемоновые |
| *Punicaceae* | Гранатовые |
| *Pyrolaceae* | Грушанковые |
| *Quinaceae* | Квиновые |
| *Rafflesiaceae* | Раффлезиевые |
| *Ranunculaceae* | Лютиковые |
| *Rapateaceae* | Рапатеевые |
| *Resedaceae* | Резедовые |
| *Restionaceae* | Рестиевые |
| *Retziaceae* | Ретциевые |
| *Rhabdodendraceae* | Рабдодендровые |
| *Rhamnaceae* | Крушиновые |
| *Rhizophoraceae* | Ризофоровые |
| *Rhodoleiaceae* | Родолеевые |
| *Rhodoraceae* | Родоровые |
| *Rhoipteleaceae* | Роиптелеевые |
| *Rhopalocarpaceae* | Ропалокарповые |
| *Roridulaceae* | Роридуловые |
| *Rosaceae* | Розовые (врем. альтерн. Розоцветные) |
| *Rubiaceae* | Мареновые |
| *Ruppiaceae* | Руппиевые |
| *Ruscaceae* | Иглицевые |
| *Rutaceae* | Рутовые |
| *Sabiaceae* | Сабиевые |
| *Salicaceae* | Ивовые |
| *Salvadoraceae* | Сальвадоровые |
| *Sambucaceae* | Бузиновые |
| *Samydaceae* | Самидовые |
| *Santalaceae* | Санталовые |
| *Sapindaceae* | Сапиндовые |
| *Sapotaceae* | Сапотовые |
| *Sarcolaenaceae* | Сарколеновые |
| *Sarcospermataceae* | Саркоспермовые |

| | |
|---|---|
| *Sargentodoxaceae* | Сарджентодоксовые |
| *Sarraceniaceae* | Сарраценивые |
| *Saurauiaceae* | Заурауиевые |
| *Saururaceae* | Савруровые |
| *Saxifragaceae* | Камнеломковые |
| *Scheuchzeriaceae* | Шейхцериевые |
| *Schizandraceae* | Лимонниковые |
| *Schoepfiaceae* | Шёпфиевые |
| *Scrophulariaceae* | Норичниковые |
| *Scyphostegiaceae* | Сцифостегиевые |
| *Scytopetalaceae* | Сцитопеталовые |
| *Selaginaceae* | Селаговые |
| *Simaroubaceae* | Симарубовые |
| *Simmondsiaceae* | Симмондсиевые |
| *Siparunaceae* | Сипаруновые |
| *Siphonodontaceae* | Сифонодоновые |
| *Sladeniaceae* | Сладениевые |
| *Smilacaceae* | Сассапарилевые |
| *Solanaceae* | Паслёновые |
| *Sonneratiaceae* | Соннератиевые |
| *Sparganiaceae* | Ежеголовниковые |
| *Sphaerosepalaceae* | Сферосепаловые |
| *Sphenocleaceae* | Сфеноклеевые |
| *Sphenostemonaceae* | Сфеностемоновые |
| *Spigeliaceae* | Спигелиевые |
| *Stachyuraceae* | Стахиуровые |
| *Stackhousiaceae* | Стэкхаузиевые |
| *Staphyleaceae* | Клекачковые |
| *Stegnospermataceae* | Стегноспермовые |
| *Stemonaceae* | Стемоновые |
| *Stenomeridaceae* | Стеномерисовые |
| *Sterculiaceae* | Стеркулиевые |
| *Stilbaceae* | Стильбовые |
| *Strasburgeriaceae* | Страсбургериевые |
| *Strelitziaceae* | Стрелитциевые |
| *Streptochaetaceae* | Стрептохетовые |
| *Strychnaceae* | Чилибуховые |
| *Stylidiaceae* | Стилидиевые |
| *Stylocerataceae* | Стилоцерасовые |
| *Styracaceae* | Стираксовые |
| *Surianaceae* | Сюриановые |
| *Symphoremataceae* | Симфоремовые |
| *Symplocaceae* | Симплоковые |
| *Taccaceae* | Такковые |
| *Tamaricaceae* | Гребенщиковые |
| *Tecophilaeaceae* | Текофилеевые |
| *Tetramelaceae* | Тетрамелевые |
| *Tetracentraceae* | Тетрацентровые |
| *Tetrachondraceae* | Тетрахондровые |
| *Tetragoniaceae* | Тетрагониевые |
| *Tetrameristaceae* | Тетрамеристовые |
| *Theaceae* | Ча́евые (врем. альтерн. Чайные) |
| *Theligonaceae* | Телигоновые |
| *Theophrastaceae* | Теофрастовые |
| *Thismiaceae* | Тисмиевые |
| *Thunbergiaceae* | Тунбергиевые |
| *Thurniaceae* | Терниевые |
| *Thymelaeaceae* | Волчниковые |
| *Tiliaceae* | Липовые |
| *Toricelliaceae* | Торичеллиевые |
| *Tovariaceae* | Товариевые |
| *Trapaceae* | Рогульниковые (альтерн. Водноореховые) |
| *Trapellaceae* | Рогульничковые |
| *Tremandraceae* | Тремандровые |
| *Tribelaceae* | Трибелевые |
| *Trichopodaceae* | Трихоподовые |
| *Trigoniaceae* | Тригониевые |
| *Trilliaceae* | Триллиевые |
| *Trimeniaceae* | Трimениевые |
| *Triplostegiaceae* | Триплостегиевые |
| *Triuridaceae* | Триурисовые |
| *Trochodendraceae* | Троходендровые |
| *Tropaeolaceae* | Настурциевые |
| *Turneraceae* | Тернеровые |
| *Typhaceae* | Рогозовые |

| | |
|---|---|
| *Ulmaceae* | Вязовые (альтерн. Ильмовые) |
| *Umbelliferae (Apiaceae)* | Зонтичные (альтерн. Сельдереевые) |
| *Urticaceae* | Крапивовые (врем. альтерн. Крапивные) |
| *Vacciniaceae* | Брусниковые (врем. альтерн. Брусничные) |
| *Vahliaceae* | Валиевые |
| *Valerianaceae* | Валерьяновые |
| *Velloziaceae* | Веллозиевые |
| *Verbenaceae* | Вербеновые |
| *Violaceae* | Фиалковые |
| *Viscaceae* | Омеловые |
| *Vitaceae* | Виноградовые |
| *Vivianiaceae* | Вивианиевые |
| *Vochysiaceae* | Вошизиевые |
| *Wellstediaceae* | Веллстедиевые |
| *Winteraceae* | Винтеровые |
| *Xanthophyllaceae* | Ксантофилловые |
| *Xanthorrhoeaceae* | Ксантореевые |
| *Xyridaceae* | Ксирисовые |
| *Zannichelliaceae* | Занникеллиевые |
| *Zingiberaceae* | Имбиревые (врем. альтерн. Имбирные) |
| *Zosteraceae* | Взморниковые |
| *Zygophyllaceae* | Парнолистниковые |

14. Список названий семейств на латинском и русском языках требует еще некоторых пояснений.

1) В этот список включено одно название семейства, имеющее — вопреки установленным правилам — концевой элемент не -овые, а -ные. С чем это связано?

В русской ботанической литературе известно сравнительно немного названий семейств, оканчивающихся на -ные, а именно: Виноградные, Гвоздичные, Гречишные, Диоскорейные, Жимолостные, Зверобойные, Имбирные, Капустные, Кисличные, Крапивные, Лаконосные, Лилейные, Молочайные, Орхидные, Первоцветные, Перечные, Тыквенные и Чайные.

Анализ показывает, что почти во всех случаях названия этих же семейств можно образовать и при помощи элемента -овые (-евые). Это видно из того, что еще А. Бекетов (1897) предлагал названия Жимолостевые, Зверобоевые, Капустовые, Протеевые, Имбиревые, Брусничниковые, Перечниковые и Гречишниковые. Названия Диоскореевые и Чаевые встречаются уже у П. Горянинова (1827), а Первоцветовые и Лаконосовые — у И. Шиховского (Декандоль, 1838). Виноградовые (наряду с названием Виноградные) и Перцевые — не редкость и в современных источниках.

В некоторых случаях, хотя и не удалось обнаружить в литературе названий семейств с концевым элементом -овые (-евые), в общелитературном русском языке легко найти аналогичные прилагательные с этими элементами:

а) Гвоздика; отсутствует слово «гвоздиковый», но есть ежевика — ежевиковый, повилика — повиликовый.

б) Кислица; не обнаружено слово «кислицевый», но пушица — пушицевый.

в) Крапива; нет слова «крапивовый», но ива — ивовый, слива — сливовый.

г) Молочай; не найдено слова «молочаевый», но чай — чаевый (П. Горянинов).

д) Лилия; нет слова «лилиевый», но магнолия — магнолиевый, гардения — гардениевый.

е) Орхидея; не обнаружено слова «орхидеевый», но протея — протеевый (А. Бекетов).

Из сказанного следует, что практически не существует смысловых, фонетических или иных формальных препятствий для образования во всех случаях русских названий семейств с концевым элементом -овые (-евые).

Исключением остается название Тыквенные, так как от всех существительных, оканчивающихся на -ква (а их в русском языке около десятка: буква, клюква, брюква и др.), прилагательные образуются всегда с концевым элементом -енный (буквенный, клюквенный и т. п.). Русское название для этого семейства сохранено в качестве исключения с элементом -ные. Еще некоторые другие семейства с элементом -ные хорошо известны в таком написании: они приводятся в качестве временных альтернативных названий.

2) В Латино-русском списке названий семейств указано 9 семейств, для которых даны два названия; второе из них помечено как «альтерн.» (альтернативное название) в связи с тем, что последние сохраняются в соответствии со статьями 11 и 18 МКБН; список этих семейств представлен в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Список семейств, для которых сохраняются альтернативные русские названия в связи с сохраняемыми латинскими альтернативными названиями

| Латинские названия | | Русские названия | |
|---|---|---|---|
| основное | альтернативное | основное | альтернативное |
| *Arecaceae* | *Palmae* | Арековые | Пальмы |
| *Poaceae* | *Gramineae* | Мятликовые | Злаки |
| *Brassicaceae* | *Cruciferae* | Капустовые | Крестоцветные |
| *Fabaceae* | *Leguminosae* | Бобовые | |
| *Papilionaceae* | *Fabaceae* | Мотыльковые | Бобовые |
| *Clusiaceae* | *Guttiferae* | Клузиевые | Капленосные |
| *Apiaceae* | *Umbelliferae* | Сельдереевые | Зонтичные |
| *Lamiaceae* | *Labiatae* | Яснотковые | Губоцветные |
| *Asteraceae* | *Compositae* | Астровые | Сложноцветные |

К табл. 1 полезно сделать два примечания.

1) Название Мотыльковые (*Papilionaceae*) консервируется взамен названия Бобовые (*Leguminosae*), когда Мотыльковые рассматриваются как особое семейство, отличное от остальных Бобовых.

2) Во «Флоре СССР» *Guttiferae* включает род *Hypericum* — Зверобой и по нему все семейство названо Зверобойные. В отечественной литературе уже давно известны более правильные названия для *Guttiferae*; в частности, Капленосные (И. Мартынов), Камедекапельные и Гуммигутниковые (И. Шиховский), Гуммигутовые (А. Бекетов), Камеденосные (М. И. Голенкин). Название Зверобойные, или лучше Зверобоевые, следует оставить для *Hypericaceae*.

3) Кроме указанных 9 семейств, еще 16 имеют также пометку «альтерн.» и два названия. Это те семейства (список их представлен в табл. 2), для которых предлагается сохранять альтернативные названия вследствие их широкой распространенности в отечественной литературе. В будущем возможен переход только на названия основные.

4) Необходимо сделать особое примечание о семействе *Hymenophyllaceae*. В отечественной литературе для него зафиксированы два названия — Тонколистниковые и Гименофилловые. В данном случае мы предпочли следовать за Тахтаджяном (1956) и поставить название Гименофилловые на первое место, так как название Тонколистниковые не соответствует значению научного названия *Hymenophyllum* (hymen — пленка, перепонка). Во «Флоре СССР» названия, начинающиеся с «Hymen. . .», почти всегда заимствуются, например: *Hymenocrater* — Гименократер, *Hymenolaena* — Гименолена, *Hymenolypa* — Гименолина.

5) Наконец, в списке имеется еще 19 семейств с двумя названиями, причем второе дано с пометкой «врем. альтерн.» — временное альтернативное [название]. Это означает, что название, помеченное как временное

альтернативное, несмотря на его более или менее широкое распространение, не имеет оснований для сохранения в будущем.

ТАБЛИЦА 2

Список семейств, для которых предлагается сохранить альтернативное русское название в связи с их широким распространением

| Латинское название | Русское название | |
|---|---|---|
| | основное | альтернативное |
| *Amaranthaceae* | Амарантовые | Щирицевые |
| *Anacardiaceae* | Анакардиевые | Сумаховые |
| *Bombacaceae* | Бомбаксовые | Баобабовые |
| *Caricaceae* | Кариковые | Папайевые |
| *Empetraceae* | Водяниковые | Ворониковые, Шикшевые |
| *Erythroxylaceae* | Эритроксиловые | Кокаиновые |
| *Hymenophyllaceae* | Гименофилловые | Тонколистниковые |
| *Malvaceae* | Просвирниковые | Мальвовые |
| *Onagraceae* | Ослинниковые | Кипрейные |
| *Orchidaceae* | Орхидеевые (предпочтительнее, чем Орхидные) | Ятрышниковые |
| *Pedaliaceae* | Кунжутовые | Сезамовые |
| *Peganaceae* | Гармаловые | Могильниковые |
| *Podocarpaceae* | Подокарповые | Ногоплодниковые |
| *Selaginellaceae* | Селагинелловые | Плаунковые |
| *Trapaceae* | Рогульниковые | Водноореховые |
| *Ulmaceae* | Вязовые | Ильмовые |

Список семейств, имеющих временное альтернативное название, приводится в табл. 3. Бо́льшая часть основных названий отличается от временных альтернативных лишь стандартным концевым элементом -овые (-евые) (о правомочности чего уже было сказано) вместо -ные.

ТАБЛИЦА 3

Список семейств, имеющих временные альтернативные названия

| Латинское название | Русское название | |
|---|---|---|
| | основное | временное альтернативное |
| *Aizoaceae* | Аизооновые | Аизовые |
| *Araceae* | Аронниковые | Ароидные |
| *Caprifoliaceae* | Жимолостевые | Жимолостные |
| *Caryophyllaceae* | Гвоздиковые | Гвоздичные |
| *Dioscoreaceae* | Диоскореевые | Диоскорейные |
| *Euphorbiaceae* | Молоча́евые | Молочайные |
| *Hypericaceae* | Зверобоевые | Зверобойные |
| *Liliaceae* | Ли́лиевые | Лилейные |
| *Oxalidaceae* | Кислицевые | Кисличные |
| *Phytolaccaceae* | Лаконосовые | Лаконосные |
| *Piperaceae* | Перцевые | Перечные |
| *Polygonaceae* | Гречиховые | Гречишные |
| *Primulaceae* | Первоцветовые | Первоцветные |
| *Proteaceae* | Протеевые | Протейные |
| *Rosaceae* | Розовые | Розоцветные |
| *Theaceae* | Ча́евые | Чайные |
| *Urticaceae* | Крапивовые | Крапивные |
| *Vacciniaceae* | Брусниковые | Брусничные |
| *Zingiberaceae* | Имбиревые | Имбирные |

15. В заключение необходимо сделать несколько частных замечаний еще о некоторых названиях семейств, включенных в список.

1) Название Анакардиевые, уже употреблявшееся в русской литературе (ср. Бекетов, 1897; Большая Советская Энциклопедия, изд. 2-е,

т. 2, 1960; Жуковский, 1964, и др.), предпочтительнее, чем Сумаховые и Фисташковые, так как оно соответствует номенклатурному типу названия семейства. По аналогичным соображениям название Эритроксиловые лучше, чем Кокаиновые.

2) Для распространенного русского названия семейства Ароидные трудно найти какое-либо логическое обоснование. Следует восстановить данное еще Шиховским правильное название Аронниковые (от русского названия рода Аронник для *Arum*), которое и теперь нередко встречается наряду с названием Ароидные.

3) Название Водяниковые предпочтительнее, чем Ворониковые и Шикшевые, так как оно встречается чаще, чем два последних.

4) Название семейства, состоящее из двух слов — «Водяные орехи», указанное во «Флоре СССР» для *Trapaceae*, неприемлемо. Нам кажется более удачным название Рогульниковые, уже встречающееся, например, у П. Ф. Маевского (1964), в «Определителе растений Московской области» В. Н. Ворошилова, А. К. Скворцова и В. Н. Тихомирова (1966) и в некоторых других изданиях.

5) За семейством *Illecebraceae* лучше оставить название Хрящецветниковые, как у С. С. Станкова, В. И. Талиева (1957); название Диваловые, предлагавшееся для *Illecebraceae*, нежелательно, так как русское наименование Дивала соответствует латинскому *Scleranthus*.

6) Род *Sapindus* по-русски иногда называется Мыловник; отсюда русское название семейства Мыловниковые для *Sapindaceae*, встречающееся у отечественных авторов вплоть до середины XIX в. В книге «Деревья и кустарники СССР» (т. IV, 1958; 511) *Sapindaceae* названы Сапиндовые, или Мыловниковые. Однако в последние годы название Сапиндовые явно преобладает в связи с тем, что род *Sapindus* все чаще называется по-русски Сапиндус, а не Мыловник и Мыльное дерево.

7) Вопреки принятой модели и в виде исключения для семейства *Celastraceae* предлагается сохранить прочно укоренившееся за ним русское название Бересклетовые, хотя по-русски *Celastrus* — Краснопузырник, а Бересклет — *Euonymus*. Отметим, что Бекетов называл *Celastraceae* — Целастровые, а Шиховский — Краснопузырниковые, но оба эти названия не прижились.

В таком же положении находятся еще два семейства: *Cyperaceae*, для которого сохранено всем знакомое название Осоковые, хотя по-русски *Cyperus* — Сыть, а осока — *Carex* и *Asclepiadaceae*, для которого сохранено название Ластовневые, принятое во «Флоре СССР» и во многих других источниках, хотя род *Asclepias* имеет во «Флоре СССР» название Ваточник (а не Ластовень, как в других источниках).

8) Некоторые незначительные изменения в названиях семейств специально не оговариваются, так как они являются чисто орфографическими и связаны с соблюдением современных норм русского языка (например, *Marsileaceae* — Марсилеевые вместо нередко встречающегося Марсилиевые).

ТАБЛИЦА 4

Система концевых элементов для таксонов высших растений рангом от подсемейства по подколено

| Ранг | Концевой элемент по МКБН | Предлагаемый русский концевой элемент | Примеры | |
|---|---|---|---|---|
| | | | сочетания с русской основой | Сочетания с заимствованной основой |
| Подсемейство | -oideae | -оватые, -еватые | Мятликоватые | Цикориеватые |
| Колено | -eae | -оватистые,<br>-еватистые | Мятликоватистые | Цикориеватистые |
| Подколено | -inae | -истые, -овистые,<br>-евистые | Мятликовистые | Цикориевистые |

Сравнительно редко возникает необходимость перевода на русский язык названий рангов промежуточных между родом и семейством. В этом случае представляется полезным обратиться к старому опыту русской химической номенклатуры, которая использовала наряду с суффиксами -ов(-ев) и -н- элементы -оватый(-еватый), -истый и -оватистый(-еватистый) в сочетании с основами как русского, так и греко-латинского происхождения (табл. 4).

## ЛИТЕРАТУРА

Бекетов А. (1897). Учебник ботаники. Изд. 2-е. — Ворошилов В. Н., А. К. Скворцов, В. Н. Тихомиров. (1966). Определитель растений Московской области. — Голенкин М. И. (1937). Курс высших растений. — Горянинов П. (1827). Начальные основания ботаники. — Декандоль А. (1838). Введение к изучению ботаники. 2. Пер. И. Шиховского. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. Изд. 4-е. — Комаров В. Л. (1921). Русские названия растений. Дневн. I Всеросс. съезда русск. ботаников в Петрограде в 1921 г. — Комаров В. Л. (1934). Предисловие. Флора СССР, 1. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы Европейской части СССР. Изд. 9-е. — Мартынов И. (1821). Три ботаника, или сокращение систем Турнефорта, Линнея и Жюсьё. — Мартынов И. (1826). Словарь родовых имен растений. — Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый одиннадцатым Международным ботаническим конгрессом. Сиэтл, август 1969 г. (1974). — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений Европейской части СССР. Изд. 2-е. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1974). Растения в системе организмов. Жизнь растений, 1. — (Тахтаджян А.) Takhtajan A. (1973). Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. — Шостаковский С. А. (1962). Об упорядочении номенклатуры в систематике высших растений. Бот. ж., 47, 2.

Ленинградский
педиатрический медицинский институт
и Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 V 1976.

## SUMMARY

The Russian family names should be formed according to the single principle the addition of postfixes -овые or -евые to the stem of Russian generic name. The article is supplemented by a Latin-Russian list comprising more than 640 families of vascular plants.

УДК 576.1 : 582.542 (98)

Н. Н. Цвелев

# О ПРОИСХОЖДЕНИИ АРКТИЧЕСКИХ ЗЛАКОВ *(POACEAE)*

## N. N. TZVELEV. ON THE ORIGIN OF ARCTIC GRASSES *(POACEAE)*

На основании выполненных ранее автором систематических обработок семейства *Poaceae* для различных территорий и современных данных по хромосомным числам высказываются соображения о происхождении отдельных видов арктических злаков. В арктическую флору, по-видимому, вошли часть бореальных видов злаков, оказавшихся способными перенести значительное ухудшение климатических условий, а также многие высокогорные виды, сформировавшиеся главным образом во время роста гор альпийского орогенеза. Очень многие арктические злаки являются гибридогенными, часть их возникла в конце плиоцена—плейстоцене при встречных миграциях более древних видов различного происхождения.

Флора Арктики является наиболее молодой из современных зональных флор, вследствие чего вопрос о времени ее становления (вероятно, конец плиоцена) может быть разрешен более или менее достоверно. Значительно сложнее вопрос о времени и месте происхождения отдельных элементов, слагающих эту флору. Нет никакого сомнения в том, что их возраст очень различен. Многие весьма характерные арктические виды возникли в горах задолго до становления арктической флоры и вошли в ее состав уже вполне сформировавшимися. Немало других видов Арктики имеет гибридное происхождение, но они могли возникнуть как до становления арктической флоры, так и во время этого процесса или даже после него в течение плейстоцена.

Мы попытаемся разрешить вопросы происхождения входящих в арктическую флору видов семейства злаков (*Poaceae*), основываясь как на наших систематических обработках (Цвелев, 1964, 1974а, в, 1976), так и на многочисленных данных по хромосомным числам арктических растений, подытоженных в двух сводках: «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) и «Cytotaxonomical atlas of the arctic flora» (A. a. D. Love, 1975). Как известно, в арктических флорах злаки почти всегда занимают первое место по числу видов среди семейств покрытосеменных растений, обычно составляя 11—14% всей флоры (Толмачев, 1974 : 126). Это дает основания распространять выводы, полученные при изучении злаков, на другие семейства цветковых растений, а в какой-то степени и на происхождение всей арктической флоры. Такой подход, несомненно, будет несколько односторонним и субъективным, но он может оказаться полезным для дальнейших, более глубоких исследований, посвященных происхождению арктической флоры.

В настоящее время при выяснении происхождения отдельных видов все большее значение придается данным по хромосомным числам; во многих случаях они позволяют устранить ошибки в тех представлениях о происхождении видов, которые получены лишь на основании сравнительно-морфологических данных и географического распространения (Цвелев, 1975б). При этом процесс полиплоидии (кратного увеличения числа хромосом) рассматривается нами, как и многими другими авторами, в качестве необратимого, хотя общее число хромосом какого-либо филума в ходе дальнейшей эволюции может уменьшаться как за счет редукции одной или нескольких хромосом, так и в результате гибридизации с каким-либо видом, имеющим меньшее число хромосом. Хотя между аутополиплоидией и аллополиплоидией нет резкой границы, мы считаем, что значение этих процессов для дальнейшей эволюции филумов далеко не одинаково. Если при аутополиплоидии обычно лишь возрастают возможности гибридизации данного вида с другими видами — полиплоидами более высоких порядков, но ничего принципиально нового не возникает, то при аллополиплоидии, являющейся одним из способов стабилизации гибридов, обычно возникают новые, более или менее деспециализированные таксоны видового или подвидового ранга (Цвелев, 1975б). Стабилизировавшиеся аллополиплоиды обычно оказываются лучше приспособленными к новым, более суровым климатическим условиям, чем их родительские виды. Этим и объясняется отмечавшееся многими авторами обилие полиплоидов в более суровых экологических условиях, в том числе и в Арктике.

Для злаков первичным хромосомным числом мы считаем 2n=14 при x=7 (Цвелев, 1975а), которое многие современные авторы не без оснований принимают за первичное хромосомное число и для всех покрытосеменных растений. Все виды злаков, имеющие число хромосом, более высокое, чем 14, с нашей точки зрения, являются полиплоидами; их гаплоидный набор хромосом состоит из двух или более чем двух геномов, обычно (при аллополиплоидии) принадлежащих разным предковым видам. Следует отметить, что у злаков первичное основное число хромосом (x) 7 может уменьшаться в результате редукции части хромосом до 6, 5, 4 и 2, поэтому такие числа хромосом, как 2n=16, 18, 20 и др. (менее 28), также могут рассматриваться как результат аллополиплоидии при гибридизации родительских видов с разными основными числами хромосом или с одинаковыми основными числами хромосом, но меньшими, чем 7.

Арктические злаки могут быть разделены на две большие группы. Одну из них составляют более или менее широко распространенные бореальные виды, которые смогли перенести значительное ухудшение климатических условий: общее похолодание климата и связанное с ним сокращение вегетационного периода. Число таких видов в советской Арктике довольно велико, хотя они распространены здесь, как правило, ограниченно, а в более высоких широтах совсем исчезают. Если не считать заносных и едва заходящих в Арктику видов, к ним принадлежат *Phalaroides arundinacea* (=*Phalaris arundinacea*), *Hierochloë odorata*, *Anthoxanthum odoratum*, *Milium effusum*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, *A. arundinaceus*, *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *A. clavata*, *A. vinealis*, *Calamagrostis purpurea*, *C. neglecta*, *Deschampsia caespitosa*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Trisetum sibiricum*, *Koeleria glauca*, *Helictotrichon dahuricum*, *H. krylovii*, *Beckmannia syzigachne*, *Poa pratensis*, *P. nemoralis*, *P. palustris*, *P. sibirica*, *Catabrosa aquatica*, *Puccinellia distans*, *P. hauptiana*, *Festuca rubra*, *F. lenensis*, *F. ovina*, *F. altaica*, *Bromopsis inermis*, *B. pumpelliana*, *Elymus mutabilis*, *E. caninus*, *E. confusus*, *E. fibrosus*, *E. macrourus*, *E. jacuticus*, *Elytrigia repens*, *Leymus ajanensis* (=*L. interior*), *L. arenarius*, *Hordeum jubatum*. Большинство этих видов является гибридогенными аллополиплоидами с числом хромосом 28 и выше, часть их возникла в горах альпийского орогенеза и спустилась в неогене на равнины северного полушария (например, *Calamagrostis purpurea* и *Festuca rubra*), другие сформировались в результате гибридизации при встречных миграциях их родительских видов по равнине в течение плиоцена—плейстоцена (например, *Phleum pratense* и *Bromopsis inermis*).

Многие из перечисленных выше бореальных видов имеют морфологически очень слабо обособленные подвиды, приуроченные полностью или главным образом к Арктике и высокогорьям. Казалось бы, эти подвиды могли возникнуть автохтонно в результате ухудшения климатических условий. Однако более глубокий анализ показывает, что решение этого вопроса не всегда такое простое. Хорошим примером в этом отношении может служить арктоальпийский подвид *Anthoxanthum odoratum* ssp. *alpinum*. Его морфологические отличия от распространенного за пределами Арктики ssp. *odoratum* — более «тощие» метелки с голыми и гладкими (а не волосистыми) веточками — очень удобно считать результатом приспособления к более суровым климатическим условиям. Однако у ssp. *alpinum* 2n=10, а у ssp. *odoratum* 2n=20, что делает очевидным невозможность выведения арктоальпийского подвида из широко распространенного бореального подвида. Оказывается наоборот: арктоальпийский ssp. *alpinum* является одним из предков бореального ssp. *odoratum*, возникшего в результате гибридизации (вероятно, в плейстоцене) ssp. *alpinum* с близким средиземноморским видом *A. ovatum* с 2n=10 (Jones, Melderis, 1964). Стабилизация гибридов в этом случае осуществлялась путем амфиплоидии. Подвид же ssp. *alpinum*, вероятно, возник автохтонно и политопно во время роста гор альпийского орогенеза из какого-то примитивного вида *Anthoxanthum*, до этого широко распространенного в низкогорьях и на равнинах северного полушария.

Арктический подвид *Calamagrostis neglecta* ssp. *groenlandica* также производит впечатление деривата бореального ssp. *neglecta*, так как у него меньшие общие размеры растения, более тонкие и менее шероховатые колосковые чешуи. Однако нам кажется более вероятным, что ssp. *groenlandica* является результатом происходившей в плейстоцене гибридизации ssp. *neglecta* с азиатским арктическим видом *C. holmii*, ареал которого прежде мог быть циркумполярным. Ssp. *groenlandica* имеет 2n=28, как и его предполагаемые родители, что никак не исключает его гибридного происхождения. Ведь у злаков при гибридизации тетраплоидных видов (с 2n=28) стабилизация гибридов, как правило, осуществляется без амфиплоидии, вероятно, лишь путем интрогрессии. Уже по аналогии мы склонны предполагать, что арктическая *Koeleria glauca* ssp. *pohleana* является результатом плейстоценовой гибридизации более южной ssp. *glauca* с арктической *K. asiatica*; *Poa nemoralis* subsp. *lapponica* — продуктом гибридизации ssp. *nemoralis* с арктоальпийским *P. glauca*; *Puccinellia capillaris* ssp. *pulvinata* — результатом гибридизации ssp. *capillaris* с арктической *P. coarctata*, хотя достоверных данных по хромосомным числам этих подвидов в нашем распоряжении еще нет.

Следует отметить, что во всех этих случаях гибридогенные таксоны значительно ближе к одному из предполагаемых родительских видов, вследствие чего мы считаем возможным придавать им ранг подвидов, а не самостоятельных видов. Да и по своему ареалу эти арктические подвиды и близкие им бореальные подвиды могут быть приняты за типичные, замещающие друг друга эколого-географические расы.

Для таких арктических подвидов, как *Alopecurus pratensis* ssp. *alpestris*, *Agrostis stolonifera* ssp. *straminea* (=*A. maritima* auct.), *Trisetum sibiricum* ssp. *litorale*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*, *Elymus macrourus* ssp. *turuchanensis*, большинство которых встречается только в Арктике, с гораздо большим основанием можно предполагать их автохтонное, скорее всего плейстоценовое происхождение от бореальных типовых подвидов этих же видов, хотя их гибридное происхождение не может считаться исключенным. Так, амфиатлантический литоральный подвид *Agrostis stolonifera* ssp. *straminea* со слабо шероховатыми веточками метелки мог сформироваться из приморских популяций ssp. *stolonifera* во время одного из двух последних оледенений. Позднее, во время межледниковья или послеледникового климатического оптимума, популяции ssp. *stolonifera* вновь продвинулись далеко на север, вышли к морскому побережью и образовали много гибридов с ssp. *straminea* (особенно на побережье Балтийского моря). Лишь на о. Колгуев, куда ssp. *stolonifera* не смогла проникнуть, популяции ssp. *straminea* сохранились в наиболее «чистом» виде. Оба эти подвида имеют 2n=28.

Одинаковое число хромосом (2n=42) с типовым подвидом *Festuca rubra* ssp. *rubra* имеет и очень широко распространенный в Арктике подвид *F. rubra* ssp. *arctica* (=*F. cryophila*), вследствие чего в зоне контакта этих подвидов имеется большое количество «переходных» форм гибридного происхождения. Вероятно, по этой причине А. К. Скворцов (1964 : 214) не счел возможным признать ssp. *arctica* самостоятельным таксоном, однако он ошибается, считая, что популяции с признаками ssp. *arctica* встречаются в центральных областях европейской части СССР. Типичная ssp. *arctica* легко отличается от всех популяций ssp. *rubra* более коротко заостренными и почти безостыми нижними цветковыми чешуями, да и опушение чешуй у ssp. *arctica* более длинное, чем у волосисточешуйной разновидности ssp. *rubra*. Подобно *Agrostis stolonifera* ssp. *straminea Festuca rubra* ssp. *arctica*, вероятно, сформировалась во время одного из последних оледенений и имела в это время вполне изолированный от ssp. *rubra* ареал. Лишь во время послеледникового климатического оптимума ssp. *rubra* вновь продвинулась до побережья Северного Ледовитого океана, гибридизируя с задержавшейся здесь ssp. *arctica*. Гибридов ssp. *arctica*×ssp. *rubra* особенно много в низовьях Печоры, где долгое время существовал холодный Печорский залив, в то время как на географически изолированной от континента Новой Земле встречается только типичная ssp. *arctica*.

Более сложными представляются нам вопросы происхождения арктических подвидов *Deschampsia caespitosa* s. l. По-видимому, еще во время альпийского орогенеза параллельно возникли два гибридогенных таксона с 2n=26: *D. caespitosa* ssp. *caespitosa* в западной части Евразии и *D. caespitosa* ssp. *orientalis* в восточной, вполне обособленные друг от друга и морфологически, и географически. В плиоцене они могли широко распространиться по равнине, спускаясь с гор по речным долинам. Позднее формирование тундровой зоны на северо-востоке Евразии привело к возникновению из более северных популяций ssp. *orientalis* арктического подвида ssp. *borealis* с 2n=26. Очень близкие друг к другу подвиды ssp. *glauca* и ssp. *alpina* можно было бы считать арктическими дериватами ssp. *caespitosa*; однако наличие у этих подвидов 2n=52 делает значительно более вероятным их гибридное происхождение в зоне контактов ssp. *caespitosa* с продвинувшимся далеко на запад вдоль северного побережья Евразии ssp. *orientalis*. Это предположение подтверждается не меньшей, а, может быть, даже большей близостью ssp. *glauca* и ssp. *alpina* к ssp. *orientalis*. Оба арктических подвида стабилизировались путем амфиплоидии, однако у ssp. *alpina* дополнительным способом стабилизации был переход к вивипарии.

Стабилизация гибридов путем перехода к вивипарии имела место и у ряда других арктических злаков. Мы не можем согласиться со Скворцовым (1964 : 208—209), считающим вивипарию признаком, не имеющим самостоятельного таксономического значения и параллельно появившимся у ряда родственных таксонов под влиянием внешних условий. Так, широко распространенный в Арктике подвид *Poa pratensis* ssp. *colpodea*, на наш взгляд, имеет гибридное происхождение от *P. pratensis* ssp. *pratensis* (или ssp. *alpigena*) и *P. arctica*, что подтверждается заметным приближением некоторых популяций ssp. *colpodea* по строению метелок и колосков к *P. arctica*. Как и во многих других случаях, мы считаем возможным принимать ssp. *colpodea* за подвид *P. pratensis* s. l., учитывая значительное доминирование генов *P. pratensis* у этого гибридогенного таксона.

Несколько иным является значение вивипарии у *Festuca vivipara* (2n=28). Ее популяции по анатомии листовых пластинок обычно занимают промежуточное положение между предполагаемыми родительскими видами: *F. ovina* с 2n=14 и *F. brevissima* с 2n=14 (из *F.* aggr. *brachyphylla*), хотя отдельные экземпляры по анатомии листьев вполне совпадают с одним из этих предков. В этом случае правильнее принимать *F. vivipara* за самостоятельный вид. Как мы уже отмечали (Цвелев, 1972), в том, что *F. vivipara* не является просто результатом приспособления *F. ovina* и *F. brachyphylla* к более влажным климатическим условиям, нетрудно убедиться уже по ее ареалу: она встречается на Новой Земле и Вайгаче, где *F. ovina* отсутствует (но была в плиоцене), а на о. Колгуев, где климат не менее влажен и *F. ovina* встречается в изобилии, никакие вивипарные «формы» не образуются. Гипотезу о гибридном происхождении *F. vivipara* в последнее время поддерживают также В. Н. Сипливинский (1973) и Е. Б. Алексеев (1975). И *Poa pratensis* ssp. *colpodea*, и *F. vivipara*, по нашему мнению, возникли в плейстоцене и оказались более устойчивыми к неблагоприятным климатическим условиям в периоды оледенений, чем близкие к ним, но невивипарные виды и подвиды.

Значительно больший интерес для выяснения происхождения арктической флоры представляет другая группа злаков Арктики, включающая собственно арктические и арктоальпийские виды, многие из которых распространены циркумполярно или почти циркумполярно. Особенно много таких видов в обширных родах *Poa* и *Puccinellia*, которые мы рассмотрим в первую очередь.

В роде *Poa* лишь немногие виды являются негибридогенными, сохраняя до настоящего времени первичное для злаков хромосомное число 2n=14. Сюда принадлежат лишь немного заходящие в Арктику бореальные виды: *P. sibirica*, *P. trivialis* и *P. supina*, а из собственно арктических видов — только *P. pseudoabbreviata*. Последний вид встречается спорадично и в высокогорьях Восточной Сибири, доходя на юге до Восточного Саяна. Поэтому можно предположить, что он возник политопно в конце палеогена—начале неогена в высокогорьях альпийского орогенеза на территории древней Ангариды и лишь значительно позднее (не раньше конца плиоцена) спустился на равнины крайнего севера Азии. Хотя генотипы гибридогенных видов *Poa* пока еще детально не исследовались, по аналогии с очень хорошо изученными в этом отношении родами трибы *Triticeae* (Цвелев, 1975б) можно предполагать, что геном *P. pseudoabbreviata* входит в гаплоидный набор хромосом многих других видов *Poa*, и в частности в генотип высокоарктического вида *P. abbreviata* (2n=42). Этот последний вид распространен циркумполярно, а ареал *P. pseudoabbreviata* в широтном направлении ограничен территорией, простирающейся от Таймыра до Аляски. Как мы уже отмечали, более древние диплоидные виды часто имеют тенденцию к сокращению ареала и постепенному вымиранию, а их деспециализированные путем гибридизации потомки (Цвелев, 1975б), напротив, способны очень быстро расширять свои ареалы. Можно отметить, что довольно близкий к *P. pseudoabbreviata* и также диплоидный (2n=14) *P. kolymensis* имеет еще более узкий реликтовый ареал, ограниченный лишь бассейном правых верхних притоков Колымы (Ольское плато). Гибридогенные потомки этого вида также, несомненно, существуют, но пока еще не установлены. Второй предок *P. abbreviata* еще не выяснен, но им, скорее всего, является один из ксерофильных видов секции *Stenopoa* с 2n=28, имеющий густо опушенные между жилками нижние цветковые чешуи. Геном этого же вида, возможно, вошел в состав гаплоидного набора хромосом и такого высокохромосомного вида, как *P. arctica*.

Циркумполярно распространенный в Арктике *P. glauca* отличается особенно большим полиморфизмом и, несомненно, имеет гибридное происхождение. Об относительной молодости этого вида свидетельствуют и приводимые для него хромосомные числа: 2n=42, 56, 63, 70. Его предками могли быть ксерофильный центральноазиатский вид секции *Stenopoa* — *P. attenuata* s. l. с 2n=28 — и упомянутый выше *P. pseudoabbreviata* (или *P. kolymensis*) с 2n=14, но вполне вероятно, что в его образовании участвовали и другие виды мятликов. Присутствие *P. glauca* в высокогорьях Кавказа (ssp. *glauca*) и Средней Азии (ssp. *litwinowiana*) может быть объяснено или признанием его политопного происхождения и возникновения здесь из тех же предков, или миграцией его с севера в наиболее холодные периоды плейстоцена (вместе с *Trisetum spicatum* и некоторыми другими видами). Вторая точка зрения более широко распространена в литературе, но и первую нельзя считать исключенной, так как предки *P. glauca* в прошлом могли иметь значительно более широкие ареалы. Интересно, что *P. glauca* — единственный вид очень обособленной секции *Stenopoa* (включающей *P. nemoralis*, *P. palustris* и другие виды), который гибридизирует с *P. arctica* из секции *Poa*, образуя гибридогенный *P. tolmatchewii* с 2n=56 и современные гибриды того же происхождения. Легкость гибридизации между видами столь дальнего родства мы объясняем вероятным участием *P. pseudoabbreviata* (2n=14) в происхождении как *P. glauca*, так и *P. arctica*. По этой же причине одна из хромосомных рас *P. glauca* (вероятно, с 2n=56), гибридизируя с *P. abbreviata*, могла дать стабилизировавшийся гибрид *P. hartzii* (2n=70), известный в СССР только с о. Врангеля. Эндемичный для о. Врангеля вивипарный вид *P. vrangelica* мог произойти от гибридизации *P. hartzii* с *P. arctica*.

Другой циркумполярно распространенный арктический вид *P. arctica* (с 2n=60—88) также является сложным гибридогенным комплексом, окончательно сформировавшимся только в плейстоцене при встречных миграциях видов различного происхождения. Наряду с *P. pseudoabbreviata* основную роль в его происхождении мог играть уже не существующий в настоящее время восточноазиатский дерновинный вид секции *Poa*, близкий к современному высокохромосомному (2n=42—80) *P. malacantha*. Нами (Цвелев, 1974б) уже отмечалось, что при гибридизации двух дерновинных видов злаков стабилизировавшиеся гибриды очень часто приобретают длинные корневища, компенсирующие подавленную в первых поколениях способность к генеративному размножению.

Широко распространенный арктоальпийский вид *P. alpina* (2n=21—48), по-видимому, произошел политопно в конце плиоцена — плейстоцене в результате гибридизации значительно более древнего европейско-переднеазиатского (в СССР встречается на Кавказе) горного вида *P. badensis* (2n=14) с диплоидными (с 2n=14) и тетраплоидными (с 2n=28) таксонами из родства *P. bulbosa* s. l. Все же не исключено и его более древнее, связанное с альпийским орогенезом происхождение. Значительно менее ясным для нас остается происхождение амфитихоокеанского вида *P. leptocoma* s. l. (включая *P. paucispicula*), который, как и близкий к нему амфиатлантический вид той же секции (*Oreinos*) *P. flexuosa* имеет 2n=42. Судя по хромосомному числу, оба эти вида имеют гибридное происхождение, однако установить их возможных предков пока не удается.

Среди также очень богатого видами, но еще менее изученного рода *Puccinellia* имеются по меньшей мере 5 групп «первичных» диплоидных (с 2n=14) видов.

К первой из них (группа *P. vahliana*) принадлежат арктические петрофильные (но не галофильные!) виды *P. vahliana*, *P. byrrangensis*, *P. wrightii*, *P. colpodioides*, и, вероятно, также *P. poacea* из Северной Америки, внешне значительно приближающиеся к видам рода *Colpodium* в его широком объеме. Хотя эти виды не выходят за пределы Арктики, вряд ли следует сомневаться в их значительной древности, о чем можно судить уже по их очень спорадичному распространению. Так, в СССР амфиатлантический вид *P. vahliana* встречается только на Новой Земле, амфитихоокеанский вид *P. wrightii* — на Чукотском п-ове, Анюйском и Корякском нагорьях и на о. Корагинском, связывающий их вид *P. byrrangensis* — на Таймыре, *P. colpodioides* на о. Врангеля. Все эти виды могли сформироваться в отдельных частях разорванного ареала общего предкового вида уже к концу неогена, хотя не исключено, что *P. byrrangensis* является результатом плейстоценовой гибридизации между политопно возникшими *P. vahliana* и *P. wrightii*. Ведь известно, что у злаков в некоторых случаях (например, в роде *Secale*) гибриды между диплоидными видами могут стабилизироваться и на диплоидном уровне, без удвоения числа хромосом.

Вторую группу первичных диплоидных видов образует лишь один арктический облигатно литоральный вид *P. tenella* (=*P. langeana*). В настоящее время он распространен от Новой Земли и Вайгача до Гренландии, но в начале неогена, когда этот вид, видимо, сформировался, ареал его мог быть и циркумполярным. Обитая в очень специфических условиях — в зоне затопления морскими приливами, он, как и некоторые другие литоральные виды, оказался способным пережить значительное похолодание климата и обильно плодоносит даже в условиях высокой Арктики.

Третью группу диплоидных видов составляет другой облигатно литоральный вид *P. phryganodes* s. l. Восточноазиатские подвиды его — ssp. *phryganodes* и ssp. *geniculata* (возможно, заслуживающие объединения) с 2n=14 — обильно плодоносят и почти не образуют стелющихся надземных побегов, а арктические подвиды ssp. *vilfoidea* и ssp. *asiatica* с 2n=28, иногда выделяемые в особый вид (A. a. D. Love, 1975), часто не цветут, но легко размножаются с помощью многочисленных стелющихся вегетативных побегов. Мы предполагаем, что арктические подвиды этого вида возникли не раньше конца плиоцена в результате гибридизации внеарктических подвидов с *P. tenella*, причем преимущественно вегетативное размножение является компенсацией подавленного генеративного размножения. Казалось бы, *P. phryganodes* в целом можно считать арктическим дериватом очень близкого к нему приатлантического европейского вида *P. maritima*; но, судя по хромосомному числу *P. maritima* (2n=42, 56, 63, 70), этот вид является еще более молодым и, очевидно, возник в плейстоцене в результате гибридизации *P. phryganodes* с диплоидными и тетраплоидными видами древнесредиземноморской секции *Xeratropis*.

Две остальные группы диплоидных видов *Puccinellia* обитают вне Арктики. Одну из них составляют уже упомянутые выше виды секции *Xeratropis*: *P. gigantea*, *P. tenuissima*, *P. tenuiflora*, североамериканская *P. lemmonii*, а вероятно, и западносредиземноморская *P. festuciformis* (=*P. palustris*). Эти виды могли сформироваться на солончаках северного побережья Тетиса уже к концу палеогена. В последнюю группу диплоидных видов входит лишь один однолетний вид *P. parishii*, обитающий на солончаках в западной части США. Мы предполагаем, что в неогене он был распространен гораздо шире, и не только в Северной Америке, но и в Евразии, где позднее исчез, образовав в результате гибридизации с *P. tenuiflora* широко распространенный в Сибири вид *P. hauptiana* с 2n=28. Последний вид уже в плейстоцене, гибридизируя с другим диплоидным видом секции *Xeratropis* — *P. gigantea*, дал еще более молодой и наиболее активный в биологическом отношении вид *P. distans* с 2n=42.

Все другие арктические виды *Puccinellia*, по-видимому, возникли в результате интрогрессивной гибридизации между вышеупомянутыми видами. Таким образом, как и в трибе *Triticeae*, в основе рода *Puccinellia* лежит несколько морфологически очень обособленных друг от друга первичных групп (возможно, даже в прошлом самостоятельных родов), гибридизация между которыми дала много молодых деспециализированных видов, объединивших все эти обособленные группы в один очень полиморфный род.

В результате гибридизации *P. maritima* (2n = 42) с *P. distans* (2n = 42) мог возникнуть североевропейский литоральный вид *P. capillaris* (2n = 42). Арктический подвид последнего вида — ssp. *pulvinata*, вероятно, возник также в плейстоцене при гибридизации ssp. *capillaris* с более высокоарктическим видом *P. coarctata* (2n = 42). Мы предполагаем, что в генотипе *P. coarctata* имеются гены не только нескольких видов *Puccinellia* (в том числе *P. parishii*), но и близкого древнесредиземноморского рода *Sclerochloa*, проникшие в него через более древний вид *Puccinellia fasciculata*, вероятно являющийся межродовым гибридом *Puccinellia* sp. × *Sclerochloa* sp.

В генотип таких широко распространенных в Арктике видов, как *P. angustata* и *P. vaginata*, вероятно, входят в различных комбинациях гены группы *P. vahliana*, *P. parishii* и *P. tenella*. Так, слабогалофильный *P. angustata* с 2n = 42 мог возникнуть в результате гибридизации *P. vahliana* (2n = 14) с *P. hauptiana* (2n = 28), а литоральный *P. vaginata* с 2n =

= 56 — при гибридизации *P. angustata* (2n = 42) с *P. tenella* (2n = 14). Временем формирования этих видов, вероятно, является плейстоцен.

С группой *P. vahliana* (секция *Pseudocolpodium*), видимо, связано происхождение очень характерного для Арктики и лишь едва выходящего за ее пределы (штат Колорадо) рода *Phippsia* с 2n = 28. Виды этого рода легко гибридизируют с *Puccinellia vahliana* и *P. wrightii*, давая плодущие гибриды × *Pucciphippsia vacillans* и ×*P. czukczorum*, что дало основание А. и Д. Леве (A. a. D. Love, 1975) присоединить род *Puccinellia* к приоритетному роду *Phippsia*. Мы считаем, что *Phippsia* существенно отличается от *Puccinellia* одноцветковыми колосками, присутствием только 1—2 тычинок (у *Puccinellia* их всегда 3), редукцией колосковых чешуй и своеобразным строением метелок. Отсутствие генетической изоляции между этими родами, на наш взгляд, объясняется вероятным возникновением всего рода *Phippsia* в результате плиоценовой, а может быть, даже плейстоценовой гибридизации видов секции *Pseudocolpodium* рода *Puccinellia* (2n = 14) с древним, но очень высоко специализированным однолетним злаком *Coleanthus subtilis* (2n = 14), обитающим на илистых отмелях рек и озер. Это делает понятным обычную приуроченность видов *Phippsia* к влажным, слабо задерненным и обычно заиленным местообитаниям, например к местам долгого лежания снега. В отношении же своей морфологии *Phippsia* занимает строго промежуточное положение между предполагаемыми родительскими родами. *Coleanthus subtilis* в настоящее время распространен крайне спорадично (в СССР: пойма Волхова, бассейн средней Оби, низовья Амура), но вряд ли можно сомневаться в том, что еще в плиоцене он был обычным растением всей Голарктики.

Межродовым гибридом, вероятно, плейстоценового происхождения мы считаем и единственный эндемичный для Арктики род злаков *Dupontia* с 2n = 42, 44, 88, 132. Одним из его предполагаемых предков могла быть *Arctophila fulva* с 2n = 42, другим — *Puccinellia vahliana*, один из подвидов *Deschampsia caespitosa* или *Vahlodea atropurpurea*. Происхождение самой *Arctophila fulva*, также являющейся гибридогенным видом, для нас еще менее ясно, но более вероятно, что она возникла еще до становления арктической флоры.

Неясным остается для нас и происхождение другого широко распространенного в Арктике рода *Arctagrostis*, по-видимому, родственного амфитихоокеанскому литоральному виду *Poa eminens*, выделенному в последнее время Н. С. Пробатовой (1974) вместе с группой родственных видов в самостоятельный род *Arctopoa*. Первичный вид *Arctagrostis* — *A. arundinacea* с 2n = 28, вероятно, возник во время альпийского орогенеза в горах Ангариды, в то время как более широко (циркумполярно) распространенный вид *A. latifolia* с 2n = 56, видимо, появился значительно позднее, и, может быть, даже в плейстоцене.

Эволюция обширного рода *Festuca* уже разбиралась нами в специальных статьях (Цвелев, 1971, 1972). Здесь можно отметить, что очень характерный для Арктики циркумполярно распространенный вид *F. brachyphylla* (2n = 42) является довольно молодым и, вероятно, возник лишь в плейстоцене. Его непосредственными предками могли быть значительно более узко распространенные виды *F. baffinensis* (2n = 28) и *F. brevissima* (2n = 14) или очень близкий к ней тетраплоидный (2n = 28) вид *F. hyperborea*. Как и во многих других случаях, самый молодой вид этой группы распространен наиболее широко, а первичный диплоидный вид *F. brevissima* пока известен только с Чукотки, о. Врангеля и Камчатки (Пробатова, 1976).

Из арктических представителей очень сложного в систематическом отношении рода *Calamagrostis* следует упомянуть о крайне своеобразном литоральном виде *C. deschampsioides* (2n = 28). Его происхождение нам неясно, но более вероятно, что он возник на тихоокеанском побережье Азии еще до становления арктической флоры. По-видимому, в плейстоцене в результате гибридизации этого вида с *C. neglecta* s. l. (2n = 28) мог возникнуть другой, широко распространенный в азиатской Арктике вид *C. holmii* (2n = 28, 42).

Коротко остановимся еще на нескольких очень характерных для Арктики видах злаков. Происхождение *Hierochloë alpina* для нас не вполне ясно, но, судя по хромосомному числу (2n = 56), он имеет гибридное происхождение, а одним из его предков мог быть значительно более древний вид *H. australis* с 2n = 14, в настоящее время спорадично распространенный в Средней Европе (на северо-востоке до о. Валаам в Ладожском озере). Наиболее вероятным временем возникновения *H. alpina* мы считаем конец плиоцена. Другой арктический вид этого же рода — *H. pauciflora* (2n = 28), видимо, является арктическим дериватом *H. odorata* s. str. (с 2n = 28). Широко распространенный арктоальпийский вид *Phleum alpinum* (2n = 14, 28), на наш взгляд, возник в высокогорьях альпийского орогенеза и спустился на равнину лишь во время становления арктической флоры. Его более обычная хромосомная раса с 2n = 28, вероятно, результат аутополиплоидии. *Agrostis mertensii* (= *A. borealis*) с 2n = 56, несомненно, является стабилизировавшимся путем амфиплоидии межсекционным гибридом, вероятно, *A. scabra* (2n = 42) × *A. flaccida* (2n = 14). Этот вид мог возникнуть еще в плиоцене. Более молодым гибридогенным видом (вероятно, плейстоценового или даже голоценового происхождения) мы считаем распространенную в северо-восточной Азии *A. anadyrensis* с 2n = 56. Ее родительскими видами могли быть *A. vinealis* ssp. *kudoi* и *A. clavata*. *Vahlodea atropurpurea* — диплоидный (2n = 14) вид, очень спорадично распространенный в Европе и Северной Америке и, очевидно, сформировавшийся во время альпийского орогенеза. Возможно, что его геном входит в гаплоидный набор хромосом многих других арктических видов. Арктоальпийский вид *Trisetum spicatum* (2n = 14, 28), вероятно, также сформировался в ходе альпийского орогенеза. Более молодым видом мы считаем *Koeleria asiatica* (2n = 28), вероятно, возникшую лишь в плейстоцене в результате гибридизации *K. cristata* ssp. *mongolica* (2n = 14) с диплоидной расой *Trisetum spicatum*. Происхождение оригинального гидрофильного вида *Pleuropogon sabinii* (2n = 40, 42) для нас неясно, но можно предполагать, что он сформировался в горах Алтая и Восточной Сибири во время альпийского орогенеза. Его единственное местонахождение на Алтае мы считаем реликтовым по меньшей мере с плиоцена. Вполне возможно, что этот вид со временем будет найден и на гольцах Восточной Сибири, где он, впрочем, мог и вымереть в один из послеледниковых ксеротермических периодов. Наконец, *Leymus villosissimus* (2n = 28) мы считаем стабилизировавшимся в плейстоцене гибридом гольцового восточносибирского вида *L. ajanensis* (= *L. interior*) с литоральным *L. mollis*.

Высказанные предположения о происхождении арктических злаков могут показаться в значительной степени фантастическими, однако они построены по аналогии с хорошо обоснованными генетиками гипотезами о происхождении родов и видов трибы *Triticeae* (Цвелев, 1975б). Кроме того, эти предположения построены не только на данных о хромосомных числах, как это может показаться; они достаточно хорошо согласуются как с географическим распространением тех видов, о которых шла речь выше, так и с их морфологическими признаками, на чем, к сожалению, мы не имели возможности здесь остановиться более подробно.

В заключение следует отметить, что наши представления о происхождении арктических злаков в основном согласуются с известной точкой зрения на происхождение арктической флоры в целом, неоднократно высказывавшейся А. И. Толмачевым (см., например, 1974 : 216—217). Современная арктическая флора сложилась в результате слияния двух основных ее источников: наиболее выносливых из ранее обитавших на территории Арктики бореальных видов и мигрировавших на равнину после ухудшения ее климатических условий обитателей высокогорий (происхождение которых мы обычно связываем с альпийским орогенезом). Однако значительное число видов, не только входящих в эту флору, но и очень для нее характерных, возникло в результате гибридизации при встречных миграциях таксонов различного происхождения, которые имели место во время значительных колебаний климата в конце плиоцена—плейстоцене.

## ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Е. Б. (1975). Узколистные овсяницы (*Festuca* L.) европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 12. — Пробатова Н. С. (1974). О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*). Нов. сист. высш. раст., 11. — Пробатова Н. С. (1976). Новые и редкие злаки из Восточной Сибири и Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 13. — Сипливинский В. Н. (1973). Вивипарные овсяницы (*Festuca* L.) внеарктической Сибири. Нов. сист. высш. раст., 10. — Скворцов А. К. (1964). Род *Festuca* L. Арктическая флора СССР, 2. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1964). Сем. злаки [часть]. Арктическая флора СССР, 2. — Цвелев Н. Н. (1971). К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР, I. Система рода и основные направления эволюции. Бот. ж., 56, 9. — Цвелев Н. Н. (1972). К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР, II. Эволюция подрода *Festuca*. Бот. ж., 57, 2. — Цвелев Н. Н. (1974а). Сем. злаки. Флора европейской части СССР, I. — Цвелев Н. Н. (1974б). О направлениях эволюции вегетативных органов злаков (*Poaceae*). Бот. ж., 59, 9. — Цвелев Н. Н. (1974в). Сем. злаки. Флора северо-востока европейской части СССР, I. — Цвелев Н. Н. (1975а). О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (*Poaceae*). Проблемы эволюции. 4. — Цвелев Н. Н. (1975б). О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticeae*. Ж. общ. биол., 36, 1. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Jones B. M. G., A. Melderis. (1964). *Anthoxanthum odoratum* L. and *A. alpinum*. Love A. a. D. Proceed. Bot. Soc. British Isles, 4. — Love A. a. D. (1975). Cytotaxonomical atlas of the arctic flora.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1974.

## SUMMARY

On the basis of systematic treatment of grasses of different territories previously completed by the author, as well as the modern data on chromosome numbers, suppositions are made as to the origin of some species of arctic grasses. The arctic flora seems to have incorporated part of boreal grass species which proved to be capable of surviving a severe worsening of climatic conditions, and many high-mountain species formed mainly during the growth of mountains of alpine orogenesis.

A great many of arctic grasses are hybridogenous and have partly arisen in late pliocene — pleistocene in the course of mutually penetrating migrations of more ancient species of different origin.

ТОМ 61 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1976, № 10

УДК 582 : 551.88 : 674.032.476.3

П. И. Дорофеев

# К СИСТЕМАТИКЕ ТРЕТИЧНЫХ *TAXODIUM*

P. I. DOROFEEV. ON THE TAXONOMY OF THE TERTIARY *TAXODIUM*

Исследовались чешуи шишек и семена *Taxodium* из отложений олигоцена и миоцена СССР. Для этого времени приводятся 6 видов из них 5 новых. Рассмотрены особенности морфологии чешуй и семян и анатомии кожуры ископаемых и современных видов. Выявлены основные направления морфологических и анатомических изменений. В современных чертах род *Taxodium* оформляется лишь к концу мела. В более древних отложениях верхнего мела (Урал, Казахстан, Чехословакия) известны лишь предковые формы. В третичное время род *Taxodium* был широко распространен в Европе, Сибири, Казахстане и Северной Америке и имел много видов, в разной степени близких к современным. К началу миоцена он вымирает в Казахстане, к концу миоцена — в Сибири и Восточной Европе, в плиоцене — в Западной Европе. До настоящего времени сохранились 3 вида, из них 2 на юго-востоке США и 1 в горах Мексики.

Ископаемые остатки *Taxodium* известны из третичных отложений Европы, Сибири, Казахстана и Северной Америки. Большая часть находок из Сибири и Казахстана приурочена к отложениям олигоцена. В Сибири род сохраняется и в миоцене, но к концу миоцена вымирает. В миоценовых отложениях Казахстана остатки *Taxodium* отсутствуют. В Западной Европе род широко известен из олигоцена, обычен и в миоцене, кое-где он сохраняется и в плиоцене. Вымирание *Taxodium* в Европе и Сибири связано с общим обеднением флоры и скорее всего обусловлено похолоданием. В Казахстане же *Taxodium* вымер по причине иссушения климата, начавшегося здесь примерно с раннего миоцена. В Северной Америке род *Taxodium* известен с эоцена, причем на севере и в средних широтах. К настоящему времени он сохранился только на равнинах юго-востока США и в горах Мексики. Сокращение и смещение на юг его ареала и здесь, очевидно, обусловлены похолоданием.

В современной флоре род *Taxodium* содержит 3 вида. Наиболее известен *T. distichum* (L.) Rich. Это большие деревья высотой до 40, редко до 50 м; листья линейные, двурядные, укороченные побеги опадают в том же году; шишки крупные, чешуи вееровидно-ромбовидные, периферическая их часть надрезана на продолговатые доли, бугорки и центральный шип небольшие. Обитает на болотах, частично или длительное время залитых водой. Распространен в пределах штатов Виргиния, Кентукки, Миссисипи, Теннесси, Алабама, Джорджия и Флорида. *T. ascendens* Brongn. — деревья более мелкие, листья короткие, шиловидные, прижатые к стержню, шишки, как у *T. distichum.* Обитает на болотах, имеет примерно тот же ареал, но встречается реже. *T. mucronatum* Ten. — огромные деревья; листья линейные, отстающие; укороченные побеги опадают на второй год (растение полу- или вечнозеленое), шишки более крупные, чешуи с оттянутой верхушкой, цельнокрайние, у зрелых шишек периферическая часть чешуи с редкими, но высокими до шиповидных бугорками, центральный шип мощный, у недозрелых — поверхность чешуй слабо скульптурирована, почти гладкая. Обитает в очень своеобразных и богатых лесах гор Мексики, намного более теплолюбив, чем первые два вида; в культуре в Европе сильно страдает от заморозков.

В ископаемом состоянии встречаются главным образом веточки (субфоссилии и отпечатки), довольно обычны семена, менее известны чешуи и совсем редки находки целых шишек.

Еще в прошлом веке было описано 3 вида: *T. dubium* (Sternb.) Heer, *T. tinajorum* Heer и *T. distichum-miocenum* Heer. Первые два установлены по веточкам, третий — по веточкам и чешуям. В работах палеоботаников приводится в основном первое название. В 1965 г. по семенам из олигоцена Томска был описан *T. parvispermum* Nikit. Несмотря на очень плохую изученность ископаемых остатков, сомнений в принадлежности большей их части современному роду *Taxodium* нет, хотя хорошо сохранившихся и более диагностичных семян и чешуй известно все же немного даже из олигоцена и миоцена, не говоря уже о раннетретичных отложениях (палеоцен, эоцен), откуда они вообще не описаны. Но известны и более древние находки. В моих коллекциях имеются единичные семена из позднемеловых отложений Томской области (сенон, дат). Они в общем удовлетворяют признакам рода, но отличаются от третичных. Чешуи же отсутствуют, поэтому трудно судить, был ли там в это время настоящий *Taxodium* или только предковая его форма. В коллекции из позднего мела Казахстана, принадлежащей Э. В. Романовой, я видел неплохие отпечатки чешуй и семян, которые вполне соответствуют современному роду *Taxodium*, поэтому можно полагать, что современные признаки род приобрел (сформировался) к концу мела. В более же ранних отложениях верхнего мела (сеноман, сеноман-турон) Урала и Казахстана известны семена нескольких вымерших родов, у которых проявляются лишь отдельные черты *Taxodium*, но одновременно и признаки близких родов (*Cryptomeria*, *Glyptostrobus*). Также лишь в самом общем виде можно сближать с современным *Taxodium* шишки из сеномана Чехословакии, описанные как *Microlepidium* (Velenovsky, 1885). Еще более архаичные формы предшественников современного *Taxodium*, возможно, будут найдены в нижнем мелу и даже в юре, так как история семейства *Taxodiaceae* очень длительная, но все же это только история исходных форм, большая часть которых далека от современных и полностью вымерла.

В предлагаемой работе рассматриваются 6 видов *Taxodium*, из них 5 новых. Виды установлены по коллекциям чешуй и семян, собранным автором из разных горизонтов олигоцена Прибалтики и Западной Сибири и миоцена Тамбовской области. Изучены также и менее полные коллекции из олигоцена Казахстана и Белоруссии, миоцена Западной Сибири, Литвы, Белоруссии и Закарпатья. Из-за небольшого объема статьи эти коллекции не описываются. По той же причине не приводятся данные о веточках и листьях, имеющихся в каждой коллекции.

Род *Taxodium* систематически трудный. Плохо изучены современные виды. Описания кратки, и детали морфологии, очень важные для палеоботанических исследований, в них отсутствуют. Гербарий небольшой, собранный главным образом с культурных экземпляров. Ископаемый материал, по-видимому, обилен у всех палеоботаников, но ранее его никто не исследовал, а начало всегда трудно. Ископаемые чешуи и семена очень изменчивы даже у одного вида, поэтому у остатков из разных коллекций много общего. Лишь постепенно выявляются особенности каждой коллекции, сначала мелкие — при сравнении отдельных органов, затем и более существенные — по совокупности признаков. При просмотре разных коллекций не создается впечатления о монотипности и об однообразии рода в прошлом. В олигоцене и миоцене Европы и Сибири род *Toxodium* был представлен многими, в разной степени близкими видами.

Рассмотрим общие направления изменений разных органов. Наиболее диагностичны чешуи. Они своеобразны в каждой коллекции, но единичные экземпляры разных коллекций бывают в чем-то сходными. Сходство проявляется главным образом в общем плане строения. У наиболее древних из известных пока видов — *T. distichum-miocenum* (Прибалтика) и *T. tavdense* (Зауралье) — чешуи крупные, край их у первого вида цельный и расчлененный, у второго только цельный; скульптура поверхности резкая, особенно у первого. Оба сходны с наиболее экзотичным современным *T. mucronatum*. Но у первого вида при резкой скульптуре поверхности край чешуи бывает расчлененным или надрезанным, что свойственно *T. distichum* и *T. ascendens*; у второго же при цельном крае скульптура поверхности у большей части экземпляров нечеткая. Виды этой группы очень архаичные. Обильная шиповатость поверхности чешуй, особенно у прибалтийского вида, отдаленно напоминает род *Cryptomeria*. У эволюционно и по возрасту более молодого вида *T. tymense* (олигоцен Томской области) край чешуй расчлененный, но скульптура поверхности менее резкая, чем у первых двух видов. Эти чешуи наиболее близки к современным *T. distichum* и *T. ascendens*. Чешуи такого типа нередки у позднеолигоценового прибалтийского *T. heeri*, встречаются также в раннем миоцене Литвы, но этот признак постепенно исчезает и у более молодых видов Европы и Сибири пе повторяется. У большей части чешуй *T. heeri* край цельный или неглубоко надрезан, бугорки периферической части небольшие, обильные, а сами чешуи массивные, не похожие на современные. Чешуи позднеолигоценового *T. tomskianum* еще близки к *T. tymense*, но край у них слабо и нерегулярно надрезан, а скульптура поверхности особая (бугорки низкие, чешуевидные, с низбегающими основаниями). Вид явно промежуточный между типичным олигоценовым *T. tymense* и миоценовым типа тамбовского *T. rossicum*. У последнего чешуи небольшие, край слабо и нерегулярно надрезан или цельный; скульптура поверхности слабо выражена, иногда почти отсутствует. Слегка надрезанные чешуи этого вида отличаются от современных *T. distichum* и *T. ascendens*, а цельнокрайние, почти без скульптуры, несколько напоминают недозрелые чешуи *T. mucronatum*. В целом же как *T. heeri*, так и *T. rossicum* воспроизводят чешуи совершенно исчезнувшей формы. Близкие в общем типе к *T. rossicum* чешуи имеются в раннемиоценовой коллекции из Омской области и в сарматской — из Закарпатья.

Неодинаковы в разных коллекциях и семена *Taxodium*. Все ископаемые значительно мельче современных, что заметил еще П. А. Никитин, описавший *T. parvispermum* Nikit. Есть несколько форм семян, в общих чертах повторяющихся в разных коллекциях. Но количественное их соотношение неодинаково, меняются в деталях и сами формы. У древних *T. disticum-miocenum* и *T. tavdense* преобладают удлиненно-сердцевидные, плосковатые, но у первого они мельче. У *T. tymense* больше клиновидных, согнутых, небольших семян с сердцевидной верхушкой, но появляются и с выпуклой, тупой верхушкой. У позднеолигоценового *T. tomskianum* семена крупнее, много в контуре овальных, с тупой верхушкой и с толстоватыми, высокими упками у семян с сердцевидной верхушкой. Крупные и какие-то особые семена — в позднеолигоценовых коллекциях из углистых глин Козюлино в Томской области и в раннемиоценовых буроугольных отложениях Омской области. Семена из сармата Закарпатья также крупные, более сходные с раннемиоценовыми омскими; чешуи же тех и других близки к миоценовым *T. rossicum*. У позднеолигоценового прибалтийского *T. heeri* семена небольшие, все клиновидные, своеобразные. У миоценового тамбовского *T. rossicum* семена мелкие, овальные и клиновидные, в контуре угловатые, с клиновидными выступами на ребрах или с отростками в основании, верхушка у них выпуклая, тупая или островатая.

По анатомии кожуры ископаемых *Taxodium* установлены только два существенно различающихся типа. У древних *T. distichum-miocenum* и *T. tavdense* спермодерма менее резко дифференцирована на слои. Клетки верхнего слоя небольшие, близкие к столбчатым, стенки их утолщены сильно. Клетки нижнего слоя крупные, залегают на срезе горизонтально, стенки их утолщены слабее, но все же сильно, иногда почти так же, как в верхнем. У более молодых видов, начиная с олигоценовых сибирских *T. tymense* и *T. tomskianum*, и у всех миоценовых спермодерма более однообразная, четко дифференцированная на слои. В верхнем слое клетки овальные, короткостолбчатые, с сильно утолщенными стенками; в нижнем — крупные, стенки их утолщены слабо, ткань в целом более рыхлая. Виды этой группы различаются лишь деталями анатомии: числом клеток в каждом слое, формой клеток, степенью утолщения их стенок.

Ископаемые чешуи, семена и веточки *Taxodium* добываются из пород, в которых находятся семена и плоды деревьев, кустарников и трав. Остатки обычно смешаны, и часть их, очевидно, снесена из разных местообитаний. Но захоронение всех остатков происходило в отложениях водоемов и болот, о чем свидетельствуют постоянно встречающиеся в каждой флоре водноболотные травы. В большинстве случаев олигоценовые и миоценовые *Taxodium* обитали на болотах, что подтверждается погребенными in situ характерно раздутыми в основании пнями, известными в Европе и Сибири. В самом общем типе эти третичные болота сходны с современными болотами юго-востока США. В третичных сообществах с *Taxodium* довольно обычны и другие представители современных «гиблых болот»: *Nyssa*, *Cephalanthus*, *Swida*, *Leitneria* и многие травы из характерных североамериканских родов (*Proserpinaca*, *Decodon*, *Dulichium*). Но третичные европейско-сибирские флоры существенно отличаются от современной северо-американской наличием в них многих родов, ныне сохранившихся только в Восточной Азии. Третичные сообщества Европы и Сибири в целом были совершенно особыми, а виды *Taxodium* (как показывают исследования) — вымершими и лишь в чем-то сходными с современными. По-видимому, не всегда третичные *Taxodium* обитали на болотах. Возможно, они произрастали и в наземных сообществах — в лесах по долинам рек и на склонах холмов. Современные *T. distichum* и *T. ascendens* хотя и обитают в местах, иногда длительное время покрытых водой, но их семена (как и плоды *Nyssa*) в воде не прорастают, и для возобновления этих растений необходимо периодическое (через 10—20 лет) осушение болот (Walter, 1968 : 866). Об иной экологии европейско-сибирских *Taxodium* свидетельствует и сходство части ископаемых чешуй с современными чешуями *T. mucronatum* — обитателя горных лесов Мексики, хотя в отличие от этого вида большая часть ископаемых веточек — опадающие, как у современного *T. distichum*.

В заключение отметим, что флоры, из которых происходят описываемые ниже виды, имеют разный состав. Более резко различаются субтропические в основе олигоценовые флоры Прибалтики и умеренные, олигоценовые флоры Западной Сибири и миоценовые тамбовские. Но различаются и олигоценовые флоры Прибалтики: более древняя флора Светлогорска с *T. distichum-miocenum* отличается от молодой, но с большим числом субтропических элементов флоры Отрадного с *T. heeri*. Неодинаковы по составу и олигоценовые западно-сибирские флоры. В приуральских тавдинских флорах с *T. tavdense* много особых видов, свидетельствующих об их несколько более древнем возрасте по сравнению с томскими. Различаются между собой и томские флоры: более древняя из нижних горизонтов обнажений по р. Тым с *T. tymense* и более молодая с *T. tomskianum* из верхних горизонтов тех же обнажений. Своеобразна и тамбовская миоценовая флора с *T. rossicum*. Это лесная флора тургайского типа из характерных хвойных (*Pinus* sect. *Strobus*, *Sequoia*, *Chamaecyparis*) и листопадных (*Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Betula*, *Magnolia*, *Liriodendron*, *Morus*, *Broussonetia*, *Aphananthe*, *Meliosma*, *Phellodendron*, *Nyssa*, *Cephalanthus*, *Swida*, *Weigela*, *Vitis*). Наиболее же характерны для тамбовского миоцена постоянно встречающиеся темнохвойные (*Picea*, *Tsuga*, *Abies*), придающие этой флоре совсем умеренный и молодой облик.

### *Taxodium distichum-miocenum* Heer

Табл. I, *5—14*; табл. IV, *18—21* (см. вклейки)

1869. Heer, Miocene baltische Flora : 118, Taf. 2, 3, fig. 6, 7.
1963. Дорофеев, О трет. фл. Светлогорска : 983, рис. 1, *1—3*.
1960. *Taxodium balticum*, Свешникова и Буданцев, Трет. фл. Калининградского п-ва : 872, табл. 1—6.
1969, Mai u. Walther, Über eine neue Tertiärflora im Haselbach, Taf. 3, *4—9*.

Чешуи 6—11 × 7.5—12.2 мм, вееровидные, ромбовидные, овальные, чаще неправильные. Верхний край цельный (ровный или волнистый) или глубоко надрезанный и разделенный на 3—12 неравных, прямоугольных или овальных долей. У цельнокрайних чешуй поверхность периферической части ровная; несколько отступя от края, на ней располагаются дугой невысокие, тупые бугорки. Иногда и у цельнокрайних чешуй доли намечаются слегка припухлыми поверхностями с бугорками. У чешуй с надрезанным краем поверхность долей более выпуклая, с бугорками разной величины и высоты, от небольших, тупых или острых, до массивных, высоких и шиповидных. Поперечный гребень сплошной или по бокам отсутствует, низкий, острый или в середине резко утолщенный в высокий, прямой или клювовидный шип. Семена 5.6—9.1 × 3.1—5.8 мм, продолговато-овальные, удлиненно-сердцевидные, реже клиновидные, почти прямые, плосковатые. Верхушка с сердцевидной выемкой. Рубчик большой, книзу сужается, иногда переходит на грань спинки. Внешнее от рубчика ребро широкое, крыловидное, край его неровный, приподнимается над рубчиком. Кожура тонкая. На срезе защитный слой из 1—2, реже 2—3 рядов небольших коротких клеток с сильно утолщенными стенками. Основной слой из 5—7 рядов более крупных, неправильно овальных клеток, стенки которых утолщены слабее, чем в верхнем, но достаточно сильно, иногда почти так же, как и в верхнем слое.

Описывая этот вид из олигоцена Прибалтики, Геер не указал, откуда происходит типовая коллекция; по-видимому — из Хлапово в Польше (у Геера — Kraxtpellen), так как он пишет о хорошей коллекции шишек и чешуй из этого места, а о другом местонахождении остатков этого же вида (Светлогорск — Rauschen) не упоминает. Геер располагал хорошей коллекцией, рисунки в его работе неплохие и достаточно четко характеризуют описанный им вид. Едва ли стоит описывать его заново, как это сделали Свешникова и Буданцев, установившие новый вид *T. balticum* Sveshn. et. Bud. по хорошей коллекции из Светлогорска. Кроме Калининградской области и Польши, этот вид обнаружен в олигоцене Хазельбаха (южнее Лейпцига). Как сообщают Май и Вальтер, глины у Хазельбаха залегают под горизонтом с рюпельской фауной, поэтому описываемый вид по крайней мере среднеолигоценовый, если не несколько более древний. Этим, очевидно, обусловлена его резкая морфологическая обособленность от видов более молодых. У этого вида крупные, неправильной формы, цельнокрайние или надрезанные, сильно шиповатые чешуи, небольшие, уплощенные, почти прямые семена с тонкой кожурой, но с плотной, слабо дифференцированной на слои спермодермой. В форме чешуй, семян и в анатомии кожуры этого вида много общих черт с олигоценовым зауральским *T. tavdense*, но в деталях они существенно различаются.

### *Taxodium tavdense* Dorof. sp. nov.

Табл. I, *1—4*; табл. IV, *28—33*; рис. 1, *9—11*; рис. 2, *3*

Голотип: Нижняя Пристань на Тавде Тюменской области, олигоцен, БИН, № 513-5 (табл. I, *1*; рис. 1, *9*).

Чешуи 7.7—12.1 × 7.5—11.6 мм, ромбовидные, вееровидные, овальные, верхний край цельный, реже местами надрезан, близ края 3—5 высоких и плоских или много мелких бугорков, чаще бугорки дуговидные, короткие, низкие или на их месте низкий дуговидный валик. Поперечный гребень низкий, острый центральный шип большой. Семена 8.9—12.3 × × 4.2—6.5 мм, овальные, реже клиновидные, почти прямые. Верхушка сердцевидная, основание тупое или слабозаостренное. Рубчик большой, почти одинаковой ширины на всем протяжении. Внешнее от рубчика ребро широкое, крыловидное, край неровный, загнут над рубчиком. Кожура тонкая. На срезе защитный слой из 2—3 рядов небольших округлых клеток с сильно утолщенными стенками, остальные 3—4, редко 5—6 рядов сложены крупными, угловато-овальными клетками с довольно сильно утолщенными стенками.

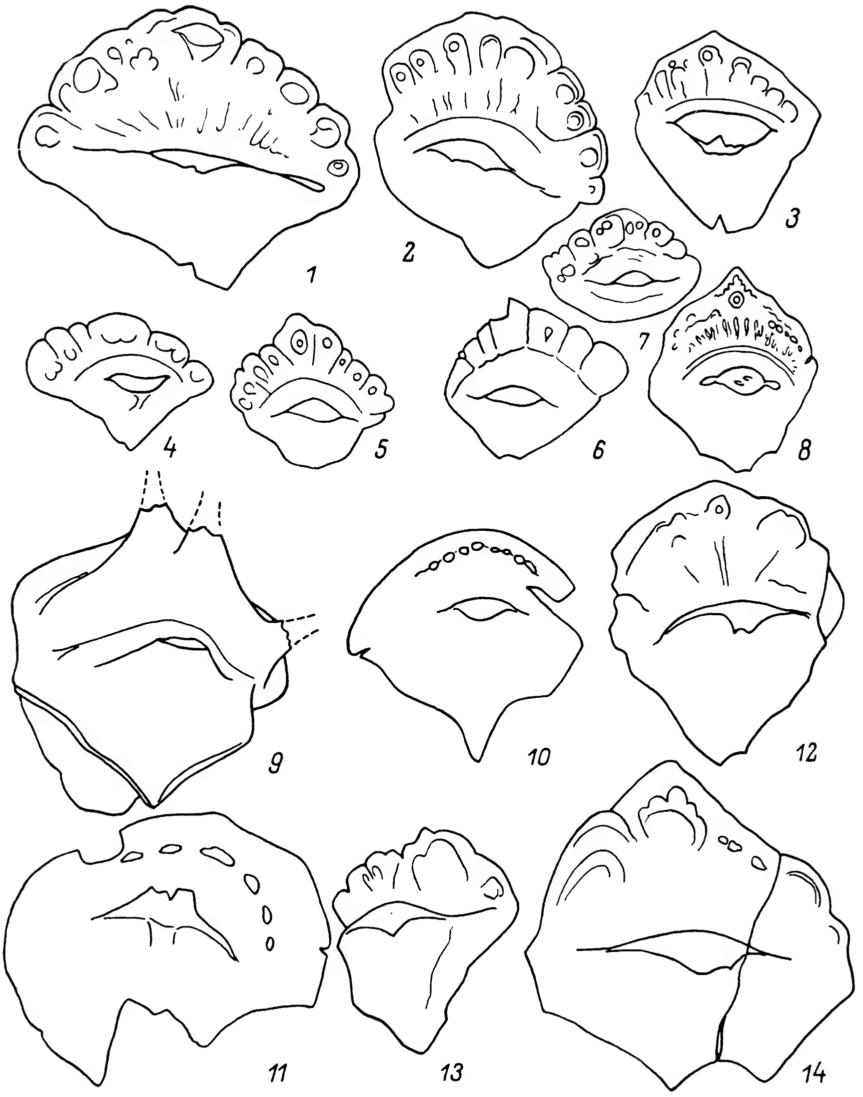


Рис. 1. Чешуи *Taxodium*, × 4.3.

*1—8* — *T. heeri* Dorof. sp. nov., Отрадное Калининградской области, олигоцен; *9—11* — *T. tavdense* Dorof. sp. nov., Нижняя Пристань на р. Тавда Тюменской области, олигоцен; *12* — *Taxodium* sp., Красный Яр на р. Иртыш Омской области, нижний миоцен; *13*, *14* — *Taxodium* sp., Малая Бегань Закарпатской области, скв. 696, гл. 98—100 м, паннон (сармат).

Тавдинский вид хорошо отличается от всех других полукруглыми, цельнокрайними чешуями со слабо скульптурированной поверхностью и крупными овальными, плосковатыми, почти прямыми семенами. Но большинство чешуй типовой коллекции — скорее недозрелые; единичные чешуи большие, ромбовидные, цельнокрайние, с немногими шиповидными бугорками на периферической части. Именно такие чешуи близки к прибалтийским *T. distichum-miocenum*. Сходны у них и семена, но у прибалтийского вида они мельче. Много общего у этих видов и в анатомии кожуры.

## *Taxodium tymense* Dorof. sp. nov.

Табл. II, *1—13*; табл. IV, *22—27* (см. вклейки); рис. 2, *2*

Голотип: Дунаевский Яр на р. Тым Томской области, олигоцен, БИН, № 518-1 (табл. II, *2*).

Чешуи 7—10 × 6.5—11.2 мм, ромбовидные и веероврдные, довольно правильные. Верхний край клиновидный, иногда с оттянутой серединой,

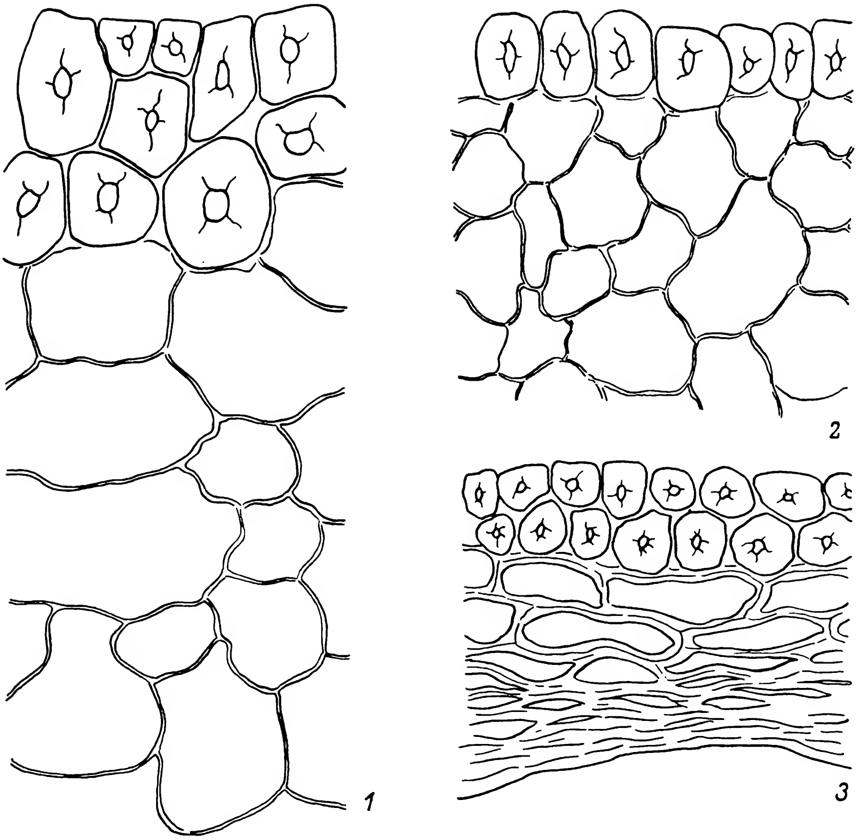


Рис. 2. Спермодерма *Taxodium*, × 280.

1 — *T. heeri* Dorof. sp. nov., Отрадное Калининградской области, олигоцен; 2 — *T. tymense* Dorof. sp. nov., Дунаевский Яр на р. Тым Томской области, олигоцен; 3 — *T. tavdense* Dorof. sp. nov., Нижняя Пристань на Тавде Тюменской области, олигоцен.

надрезанный, реже цельный, волнистый. Доли в числе 5—9, продолговатые, середина их приподнята, но плоская, с большими или небольшими низкими, тупыми бугорками. Поперечный гребень чаще короткий, дуговидный, низкий; середина его утолщена в невысокий клювовидный шип. Семена 6—10.6 × 3.1—5.5 мм, клиновидные, реже овальные, изогнутые, иногда слегка скрученные, нередко и почти прямые. Верхушка сердцевидновыемчатая или выпуклая, тупая. Рубчик широкий, книзу сужается, у многих переходит на грань спинки. Внешнее от рубчика ребро широкое, крыловидное, край неровный, загнут над рубчиком. Спермодерма резко дифференцированная на два слоя. Защитный слой из 1—2 рядов клеток, реже однорядный, клетки овальные, почти столбчатые, но неправильные, угловатые, стенки утолщены сильно. Остальная часть среза из 10—12, реже только из 6—7 рядов более крупных, неправильно овальных клеток со слабо утолщенными стенками.

Хорошо сохранившиеся чешуи этого вида имеются только в типовой коллекции. Они довольно однообразны и четко характеризуют этот вид. Семена же типа описываемых более изменчивы даже в типовой коллекции и встречены во многих местах Томской области, где вскрываются отложения олигоцена (Реженка, горизонт песков Козюлино в устье р. Томь, нижние горизонты песков в обнажениях Белый Яр и Дунаевский Яр на р. Тым). У *T. parvispermum* Nikit. из олигоцена Лагерного Сада в Томске (Никитин, 1965 : 50, табл. 3, *1—4*, *6*) в общем тот же тип семян, но понять его трудно, так как изображения — схематичные рисунки, и их немного. В анатомическом их строении есть некоторые отличия от описываемых: число рядов клеток во втором слое, по Никитину, только 3—4, а стенки их, судя по рисунку (табл. 3, *6*), утолщены сильнее. Судя по семенам и единичным чешуям из разных коллекций, в томском олигоцене было несколько видов *Taxodium*, поэтому тымский вид мы выделим как особый. Его чешуи и семена своеобразны, общий же тип анатомического строения кожуры семян перешел ко многим миоценовым, сибирским и европейским видам.

### *Taxodium tomskianum* Dorof. sp. nov.

Табл. II, *14*; табл. IV, *13—17*

Голотип: Белый Яр на р. Тым Томской области, горизонт глин с отпечатками листьев, олигоцен, БИН, № 519-2 (табл. II, *14*).

Чешуя 9.5 × 11 мм, ромбовидная. Верхний край клиновидный, надрезан только по бокам, доли большие и между ними мелкие, выклинивающиеся. Бугорки дуговидные, низкие. Поперечный гребень низкий, острый, шип широкий, низкий. Семена 4.6—10.4 × 3.1—5.5 мм, клиновидные и овальные, прямые или слабо согнутые. Верхушка с выемкой или закругленная, тупая или островатая; у выемчатых ушки довольно высокие, иногда только одно, плоское или утолщенное в сосцевидный бугорок. Основание острое, иногда оттянутое, но у многих оно почти закругленное, с тупым или сосцевидным концом. Рубчик большой, вверху или в середине расширенный, книзу сужается, переходит на грань спинки, у некоторых одинаковый на всем протяжении. Внешнее от рубчика ребро широкое, неровное, иногда с выступом, у клиновидных семян ребра толстые, с ровным краем. Кожура толстая. На срезе защитный слой из одного, двух, трех рядов неправильно овальных клеток с сильно утолщенными стенками, остальные 7—9 рядов на срезе отличаются значительно более крупными клетками со слабоутолщенными стенками.

Единственная чешуя этой коллекции отличается от чешуй *T. tymense* меньшей расчлененностью верхнего края и более мелкими, полукруглыми бугорками на периферической части; этим фиксируется заметный сдвиг от чешуй, типичных для олигоцена (более расчлененных, резче скульптурированных), к чешуям миоценового типа (менее расчлененным, слабее скульптурированным). Семена этой коллекции также отличаются от семян *T. tymense* общей формой и деталями и также отражают переходную стадию от семян олигоценового типа (клиновидных или овальных, сильнее согнутых, плосковатых, с более острыми ребрами и тонкой кожурой) к миоценовым. Среди семян описываемого вида еще встречаются клиновидные с сердцевидной верхушкой, но много овальных, в контуре угловатых, с тупой и даже островатой верхушкой. У семян этого вида бывают толстоватые ушки на верхушке и толстоватые отростки в основании; ребра ниже и толще, край их менее ровный, кожура толще, но анатомическое строение в общем такое же, как у *T. tymense*. Близкий тип семян в коллекции из углистых глин Козюлино в устье р. Томь (Дорофеев, 1963б, табл. 2, *1—7*), имеющих олигоценовый возраст, как и глины с отпечатками листьев в обнажении Белый Яр на р. Тым (откуда происходит тип описываемого вида). Довольно близки к описываемым семена из нижнего миоцена Красного Яра на р. Иртыш в Омской области.

### *Taxodium heeri* Dorof. sp. nov.

Табл. IV, *9-12*; рис. 1, *1—8*; рис. 2, *1*

Голотип. Отрадное Калининградской области, олигоцен, БИН, № 471-2 (рис. 1,*1*).

Чешуи 4—10 × 5.7—12.2 мм, овальные, вытянутые по высоте или в ширину, реже ромбовидные, толстые. Верхний край цельный (ровный или волнистый), реже надрезан только местами, отделяются 2—3 доли, еще реже сплошь надрезан на 5—7 долей. Бугорки на долях небольшие, низкие, такие же бугорки располагаются дугой у цельнокрайних чешуй.

Поперечный гребень низкий, острый; центральный шип небольшой. Семена 6.5—9.3 × 4.3—5.4 мм, клиновидные, реже овальные. Верхушка закругленная или тупоклиновидная, реже с небольшой выемкой. Рубчик большой, книзу резко сужается, у многих переходит на грань спинки. Внешнее от рубчика ребро широкое, край ровный, у многих семян приподнят над рубчиком. Поверхность спинки ровная, слегка граненая, с клиновидными площадками. Спермодерма мощная, резко дифференцированная на два слоя. Защитный слой из 1—3, редко из 4 рядов неправильно овальных или угловатых клеток с сильно утолщенными стенками. Остальные 7, 8, даже 10 рядов сложены крупными, неправильно овальными, почти не смяттыми клетками со слабо утолщенными стенками.

У этого вида своеобразные чешуи, семена и спермодерма, частично сохраняющие признаки олигоценовых видов, но уже во многом родственные миоценовым видам.

### *Taxodium rossicum* Dorof. sp. nov.

Табл. III, *1—15*; табл. IV, *1—8* (см. вклейки)

Голотип. Родионовские Выселки Тамбовской области, скв. 63, гл. 24—25 м, миоцен, БИН, № 426-1 (табл. III, *11*).

Чешуи 4.5—9.5 × 3.4—11 мм, овальные, вееровидные, ромбовидные. Верхний край клиновидный или полукруглый, иногда с оттянутой серединой, цельный (ровный или волнистый) или слабо и нерегулярно надрезан. Доли небольшие, неглубоко надрезаны, иногда большие, немногочисленные, поверхность их ровная или слегка припухлая, бугорки небольшие, низкие. Иногда вместо бугорков — полукруглые или клиновидные, плоские, слегка отогнутые зубцы с низбегающими основаниями. У цельнокрайних чешуй периферическая часть неровная, скульптура непостоянная: нерегулярные, разновеликие, но небольшие и низкие тупые бугорки располагаются беспорядочно или дуговидно, иногда здесь только радиальные морщинки; единичные экземпляры вообще без каких-либо элементов скульптуры. Семена 3.1—9.3 × 2.2—5.5 мм, клиновидные, чаще согнутые, в контуре неправильные, угловатые, иногда овальные, прямые. Верхушка выпуклая, тупая или суженная, но встречаются и семена с сердцевидной верхушкой. Основание острое, нередко с длинным отростком. Рубчик большой, вверху расширенный, книзу резко сужается, иногда почти одинаковый на всем протяжении, у многих переходит на грань спинки. Внешнее от рубчика ребро крыловидно расширено, с широколопастными выступами, иногда узкое. Спермодерма мощная. Защитный слой из одного, редко из двух рядов овальных, неправильных, слегка угловатых клеток с сильно утолщенными стенками. Остальные 5—10 рядов сложены более крупными, неправильно овальными клетками со слабо утолщенными стенками.

Описываемый вид резко отличается от олигоценовых небольшими, в основном цельнокрайними чешуями со слабой и совершенно особой скульптурой поверхности. Отличаются от олигоценовых и семена этого вида, небольшие, в контуре угловатые. Спермодерма резко дифференцирована на слои и в общем близка к спермодерме *T. tymense*.

Остатки из миоцена Тамбовской области я отношу к особому виду, а не к *T. dubium* (Sternb.) Heer, название которого широко применяется ко всем остаткам европейского миоцена. Тип этого вида происходит из нижнего миоцена Билина в Чехословакии (Sternberg, 1824; Heer, 1855). Вид установлен по отпечатку веточки. Три семени и две чешуи из нижнего миоцена Швермы в Чехословакии, отнесенные к *T. dubium* (Bůžek, Holý, 1964 : 111, pl. 2, *1—3*, *6*, *7*), хотя и не происходят из типового местонахождения, но дают представление об этом виде. Обе чешуи из Швермы ромбовидные, верхний край их неровный, середина слегка оттянута, доли нерегулярные, но их много (8—9), бугорки небольшие, округлые или продолговатые, шип небольшой, невысокий. Это уже миоценовый тип чешуи, но более древний, чем у тамбовских и одновременно близкий к чешуям *T. heeri* из верхних горизонтов олигоцена Отрадного в Прибалтике и *T. tomskianum* из верхних же горизонтов отложений олигоцена на р. Тым. Семена из нижнего миоцена Швермы в Чехословакии, приведенные в работе Бужека и Голого, крупнее тамбовских, по типу ближе к семенам *T. tomskianum*, но резко отличаются от семян *T. heeri* и *T. dubium*; если последнему идентичны чешуи и семена из Швермы, то это более древний вид, чем тамбовский *T. rossicum*. В миоцене Европы и Сибири было несколько видов, соответствующих разным горизонтам и разным областям. У каждого вида свой уровень морфологии чешуй и семян. При наличии нескольких сходных чешуй из разных коллекций, дающих основание относить их к одному виду, мы имеем в тех же коллекциях разные семена, свидетельствующие об особых (в целом) видах. Так, например, чешуя из нижнего миоцена Красного Яра на р. Иртыш в Омской области (рис. 1, *12*) довольно близка к типичным чешуям *T. rossicum*, но семена этой коллекции более крупные, во многом близкие к семенам *T. tomskianum*. Более полная коллекция чешуй из сарматской части паннона Малой Бегани в Закарпатье (рис. 1, *13*, *14*) еще ближе подходит к чешуям *T. rossicum*, но семена здесь крупные, заметно отличающиеся от тамбовских и более близки к семенам из Швермы, Красного Яра и верхнего горизонта Белого Яра на р. Тым.

## ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. (1963а). О третичной флоре г. Светлогорска Калининградской области. ДАН СССР, 152, 4. — Дорофеев П. И. (1963б). Третичные флоры Западной Сибири. — Никитин П. А. (1965). Аквитанская семенная флора Лагерного Сада (Томск). — Свешникова И. Н., Л. Ю. Буданцев. (1960). Третичная флора Калининградского полуострова. Бот. ж., 45, 6. — Bůžek Č., F. Holý. (1964). Smalsized plant-remains from coal formation of the Chomutov-Most-Teplice basin. Sborn. geol. ved, paleontologia, 4. — Heer O. (1855). Flora tertiaria Helvetiae, 1. — Heer O. (1869). Miocene baltische Flora. Beitr. Naturkunde Preuss., 2, Königsberg. — Mai D. H., H. Walther. (1969). Über eine neue Tertiärflora im braunkohlentagebau Haselbach bei Altenburg. Abhandl. Mus. Min., Geol., 13. Dresden. — Sternberg G. (1824). Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. — Velenovsky J. (1885). Die Gymnospermen der böhmischen Kreideformation. Praha. — Walter H. (1968). Die Vegetation der Erde, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР.
Ленинград.

Получено 10 VI 1976.

## SUMMARY

The cone-scales and seeds of *Taxodium* from oligocene and miocene of the U. S. S. R. have been investigated. A short survey of changes of organs and of the development of the genus during that period is given. Five new species are described.

УДК 537.533.35 : 581.821.1 : 581.45 : 582.736

И. М. Кравкина

# СТРОЕНИЕ КУТИКУЛЫ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *FABACEAE*, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

I. M. KRAVKINA. THE CUTICLE STRUCTURE OF SOME REPRESENTATIVES OF *FABACEAE* GROWING IN VARIES ECOLOGICAL CONDITIONS

Проведено электронномикроскопическое изучение организации кутикулярного покрова листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях. Показано, что кутикула содержит большое количество дендритоподобных структур и электроннопрозрачные включения. На основании их распределения в толще кутикулы условно выделено три слоя: $кс_1$, $кс_2$, $кс_3$. Слой $кс_1$ характеризуется наличием как большого числа электроннопрозрачных включений, так и дендритов; в слое $кс_2$ наблюдаются дендриты, а электроннопрозрачные включения отсутствуют; $кс_3$ — очень тонкий гомогенный наружный слой, в нем не обнаружены ни электроннопрозрачные включения, ни дендриты. Установлено, что утолщение кутикулы ксерофитов происходит за счет слоев, содержащих дендриты, т. е. слоев $кс_1$ и $кс_2$. Обсуждается функциональное значение кутикулы.

Кутикула обычно рассматривается как тонкая гомогенная пленка, состоящая из жироподобного вещества кутина. Однако в последние годы в целом ряде работ, выполненных с помощью электронного микроскопа, приводятся данные о своеобразных структурах кутикулярного покрова. Так, в кутикуле листа *Lilium candidum* Майер (Maier, 1968) обнаружила электронноплотные прожилки, которые она назвала дендритами. Такие же образования были выявлены Зиверсом (Sievers, 1968) в кутикуле основания ловчих волосков *Dionaea muscipula*. Электронноплотные прожилки найдены также и другими исследователями в кутикуле ряда растений (Martin, Juniper, 1970; Мирославов, Жигар, 1973; Chafe, Wardrop, 1973; Мирославов, 1974; Jarvis, Wardrop, 1974). По данным Шнепфа (Schnepf, 1964), Мирославова и Жигар (1973), дендриты состоят из пектиновых веществ, что дает основание рассматривать их как структуры, по которым может происходить передвижение воды с растворенными в ней веществами. В результате исследования ультраструктуры кутикулы *Apium*, *Eryngium*, *Humulus*, *Abutilon* и *Rumex* Чейф и Уордроп (Chafe, Wardrop, 1973) описали в ней два слоя. Внутренний, граничащий с поверхностью эпидермальных клеток, состоит из аморфного вещества с проникающим в него «электронноплотным ретикулумом». Наружный слой имеет ламелярную структуру у трех первых родов и гомогенную у двух последних. Подобная картина наблюдалась Ярвисом и Уордропом (Jarvis, Wardrop, 1974) в кутикуле *Phormium tenax* и нами в кутикуле *Agava americana*. Двухслойность кутикулы отмечена и у некоторых злаков (Жигар, 1974). Внутренний слой содержит густо расположенные дендриты; в наружном слое дендриты встречаются реже, а нередко вообще не обнаруживаются.

Таким образом, кутикула имеет сложное строение, существенно различающееся у разных видов растений. Исследования строения кутикулы в экологическом плане пока не проводилось. В нашей работе приводятся данные электронномикроскопического изучения организации кутикулярного покрова листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях.

## Материал и методика

Объектами исследования были следующие представители сем. *Fabaceae*, произрастающие в различных экологических условиях: ксерофиты — *Alhagi canescens* (Regel) Shap., *Astragalus surchanensis* M. Pop., *Prosopis stephoniana* (Willd.) Kunth (заповедник «Тигровая балка» в трехстах километрах от г. Душанбе), *Astragalus paucijugus* C. A. Mey., *Smirnovia turkestana* Bunge (Репетекский заповедник в пустыне Каракумы); мезофиты — *Vicia cracca* L., *Trifolium repens* L. и *Vicia faba* L. (Ленинградская область); гигрофиты — *Sesbania sesban* Merrill, *Neptunia oleracea* Lour. (из оранжереи Ботанического института АН СССР, Ленинград). Кроме того, рассматривались представители сем. бобовых с о. Врангеля: криоксеромезофит — *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Vass., криоксерофит — *Oxytropis gorodkovii* Jurtz., криомезофиты — *Astragalus alpinus* L. и *A. richardsonii* Sheldon. Наиболее детально были исследованы: *Alhagi canescens*, *Vicia cracca*, *Trifolium repens*, *Neptunia oleracea*, *Sesbania sesban*.

Для фиксации брались три участка полностью сформированных листьев средних ярусов: 1) край листа; 2) центральная жилка и 3) участок листовой пластинки, расположенный между краем листа и центральной жилкой. Кусочки листа вырезали из средней трети листовой пластинки. Эпидерму изучали на обеих сторонах листа.

Фиксацию проводили по обычной методике глутаровым альдегидом и четырехокисью осмия с последующей заливкой в эпон или аралдит.

Для выявления пектинов в кутикуле был применен рутений красный. Гистохимическое исследование проводили по методике, описанной Е. М. Бармичевой и М. Ф. Даниловой (1973). Краситель (1%) добавляли к растворам глутарового альдегида, промывочного буфера и четырехокиси осмия. В качестве контроля служили препараты, полученные путем обычной фиксации. При гистохимических исследованиях срезы не контрастировались на сетках.

## Результаты исследования

Кутикула основных эпидермальных клеток листа исследованных видов сильно варьирует по толщине как в пределах одного вида, так и у разных видов. Наибольшей толщины она обычно достигает по краю листовой пластинки (рис. 1, *б*). Над тканью центральной жилки с абаксиальной стороны листа (рис. 1, *д*) кутикула несколько тоньше, чем по краю листа, но всегда превышает толщину кутикулярного покрова над мезофиллом той же стороны листа (рис. 1, *ж*). Кутикула над мезофиллом с адаксиальной стороны листа обычно имеет несколько большую толщину, чем над мезофиллом с его абаксиальной стороны, и только у *Vicia cracca* наблюдается обратная картина, и при этом разность в толщине кутикулы на той и другой сторонах листа значительная.

Толщина кутикулы сильно варьирует и у различных специализированных клеток. Так, в основании кроющих волосков она более чем в 3 раза толще кутикулы основных эпидермальных клеток (табл. I, *а*, см. вклейку). Клетки, прилегающие к основанию железистых волосков, также имеют очень толстую кутикулу. У замыкающих клеток устьиц она развита слабее, чем у основных эпидермальных клеток. Особенно тонкой она бывает на стенках замыкающих клеток, обращенных к устьичной щели и подустьичной полости. Кутикула наружных стенок замыкающих клеток имеет мощные выросты; они образуют так называемые кутикулярные гребни, окружающие устьичную щель (табл. I, *б*). Толщина кутикулы апикальных клеток железистых волосков почти такая же, как и у стенок замыкающих клеток, обращенных к устьичной щели. На этих участ-

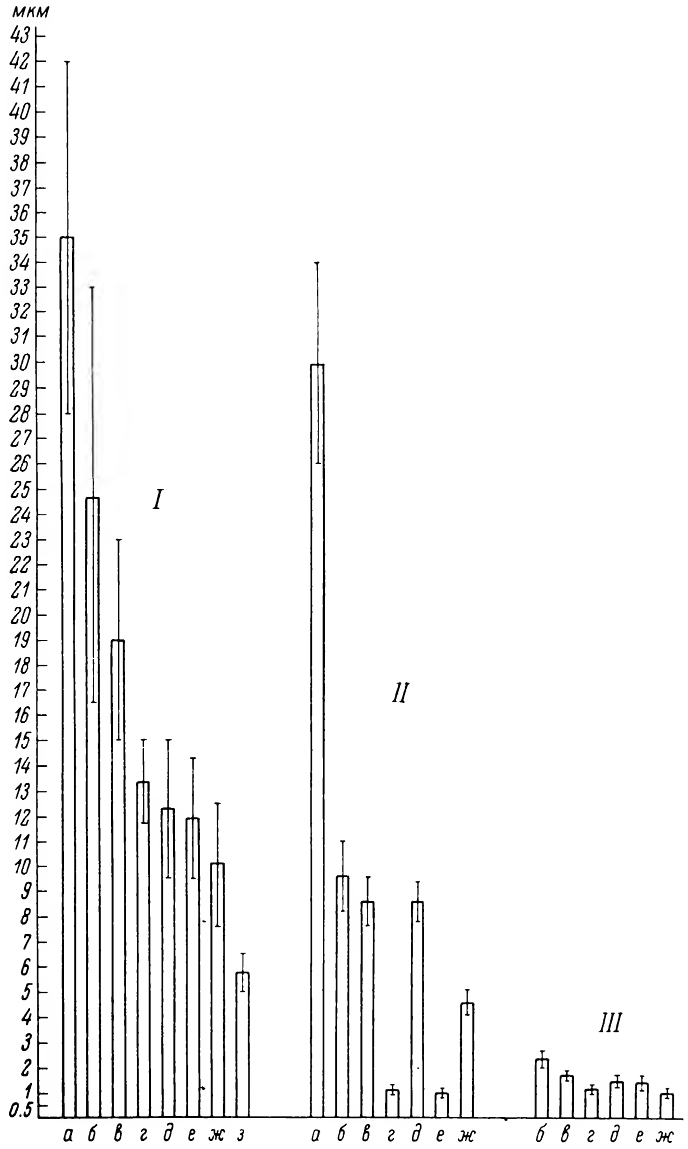


Рис. 1. Толщина кутикулы различных участков листа.

*I* — *Alhagi canescens* (Regel) Shap., *II* — *Vicia cracca* L., *III* — *Neptunia oleracea* Lour.; *а* — кутикула основания волосков и железок, *б* — кутикула края листовой пластинки, *в* — кутикулярные гребни устьиц, *г* — кутикула над центральной жилкой адаксиальной стороны листа, *д* — над центральной жилкой с абаксиальной стороны листа, *е* — над мезофиллом с адаксиальной стороны листа, *ж* — над мезофиллом с абаксиальной стороны листа, *з* — кутикула замыкающих клеток устьиц.

ках ее толщина обычно на порядок меньше толщины кутикулы основных клеток эпидермы. После отмирания кроющих волосков на стенках подстилающих их клеток образуется слой кутикулы примерно такой же толщины, как и в рядом расположенных основных эпидермальных клетках. Довольно часто отложения кутикулы над антиклинальными стенками глубоко внедряются между клетками (табл. I, *в*). Особенно часто такие картины наблюдаются при основании волосков и железок.

Сравнение листьев у растений сем. бобовых из различных экологических групп показало, что ксерофиты обладают более мощно развитой кутикулой. Так, толщина кутикулы над мезофиллом на адаксиальной стороне листа у большинства исследованных гигрофитов (рис. 2, *а*, *б*) и мезофитов (рис. 2, *в*—*д*) различается незначительно, а у ксерофитов на тех же участках листа она, как правило, в 2—3 раза больше (рис. 2, *е*—*к*).

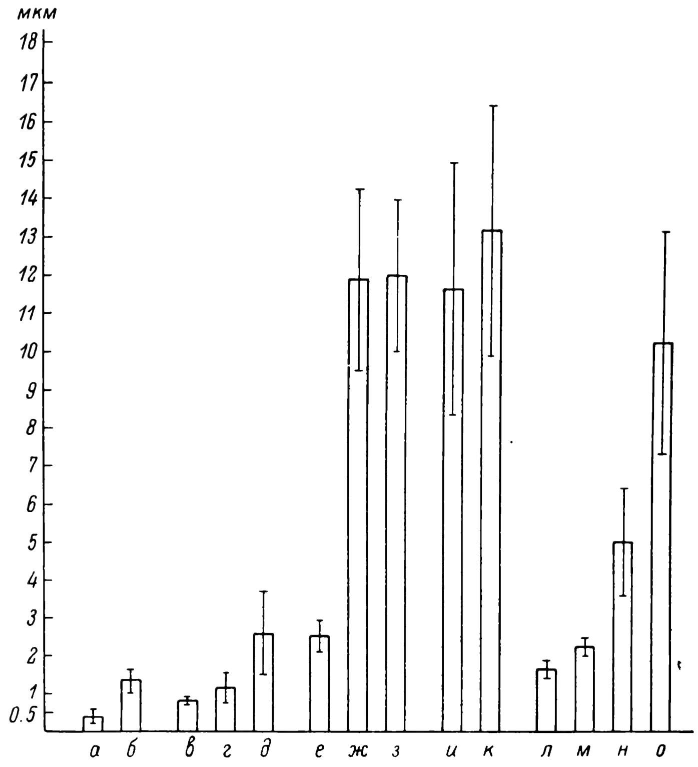


Рис. 2. Толщина основных клеток эпидермы (адаксиальная сторона листовой пластинки).

Гигрофиты: *а* — *Sesbania sesban* Merrill, *б* — *Neptunia oleracea* Lour.; мезофиты: *в* — *Trifolium repens* L., *г* — *Vicia cracca* L., *д* — *V. faba* L.; ксерофиты: *е* — *Astragalus surchanensis* M. Pop., *ж* — *Alhagi canescens* (Regel) Shap., *з* — *Prosopis stephoniana* (Willd.) Kunth, *и* — *Smirnovia turkestana* Bunge, *к* — *Astragalus paucijugus* C. A. Mey.; криоксеромезофит: *л* — *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Vass.; криомезофиты: *м* — *Astragalus alpinus* L., *н* — *A. richardsonii* Sheldon; ксерофит: *о* — *Oxytropis gorodkovii* Jurtz.

У большинства исследованных нами растений кутикула листа на всем ее протяжении имеет вид ровного слоя. Однако у некоторых видов по краю листа и над жилками она образует хорошо выраженные складки. Мы наблюдали это у детально исследованных ксерофитов и мезофитов. По краю листовой пластинки, где хорошо выражена складчатость (табл. I, *г*), наружная стенка эпидермальных клеток имеет сложную конфигурацию. Ее центральная часть очень утолщена, а по краям, над антиклинальными стенками, утолщение значительно меньше. В результате этого над антиклинальными стенками образуются глубокие впадины (табл. I, *г*). Кроме того, центральная часть наружной стенки имеет довольно длинные клиновидные (на поперечном срезе) выросты и кутикула, облегая их, образует крупные складки. Складки кутикулы обращены и в сторону впадины. Эти складки и кутикула, выстилающая впадину оболочки, расположенную над антиклинальной стенкой, образуют замкнутую полость, которая на поперечном срезе имеет форму, близкую к окружности (табл. I, *г*).

У мезофитов складчатость кутикулы выражена значительно меньше. Так, из исследованных нами видов она была обнаружена только у *Vicia cracca* на некоторых участках края листа (табл. II, *а*, см. вклейку) и над тканью центральной жилки с абаксиальной стороны. При этом высота складок кутикулы края не везде одинакова, а над тканью жилки складки выражены не очень отчетливо. У гигрофитов складчатость кутикулы вообще не отмечена.

В кутикуле бобовых выявляются электронноплотные прожилки — дендриты. Эти структуры выглядят одинаково как на поперечных, так и на парадермальных срезах. Рисунок дендритоподобных структур и плотность их распределения в кутикуле листа исследованных видов варьируют в широких пределах. Особенно наглядно это проявляется у ксерофитов. Так, в кутикуле *Alhagi canescens* высококонтрастные дендриты образуют довольно рыхлую сеть (табл. II, *б*). Они здесь обычно сильно разветвлены во всех направлениях, и лишь отдельные, чаще утолщенные тяжи располагаются перпендикулярно к внешней стенке эпидермальных клеток (табл. I, *г*). Подобный характер распределения дендритов наблюдается и в кутикуле *Smirnovia turkestana.* В кутикуле *Astragalus paucijugus* (табл. II, *в*) имеется плотно переплетенная ячеистая сеть нитей почти одинаковой толщины. Они не имеют определенной ориентации относительно внешней стенки клеток эпидермы. Кутикула *A. surchanensis* пронизана плотной равномерно разветвленной сетью дендритов, в которой в ряде случаев отмечается более или менее упорядоченное расположение отдельных тяжей перпендикулярных внешней стенке клеток эпидермы (табл. II, *г*). Дендриты, пронизывающие толщину кутикулы *Prosopis stephoniana* (табл. III, *а*, см. вклейку), распределяются хаотично; исключение составляют тонкие нитевидные структуры, располагающиеся главным образом параллельно поверхности клеток эпидермы.

Распределение дендритов в кутикуле мезофитов также очень разнообразно. В кутикуле *Vicia cracca* они расположены либо кустиками, разветвленными в сторону наружной поверхности клеток эпидермы, либо в виде сети с хаотичным распределением элементов. В кутикуле *Trifolium repens* дендриты образуют сильно разветвленную ячеистую сеть. В целом контраст дендритоподобных структур в кутикуле мезофитов обычно заметно ниже, чем в кутикуле ксерофитов.

В кутикуле исследованных гигрофитов дендриты распределены хаотично (табл. III, *б*). И только по краю листа *Neptunia oleracea* наблюдается ячеистая сеть фибрилл с округлыми электроннопрозрачными участками. В кутикуле *Sesbania sesban* дендриты обнаружены только по краю листовой пластинки и над тканью жилки с абаксиальной стороны листа. Распределение дендритов в кутикуле над мезофиллом с адаксиальной стороны листовой пластинки у видов бобовых, произрастающих на о. Врангеля, также весьма разнообразно. Так, в кутикуле *Astragalus alpinus* (табл. III, *в*) и *Oxytropis adamsiana* дендриты расположены в основном хаотично. Дендриты *Oxytropis gorodkovii* (табл. III, *г*) представляют собой сеть разветвленных во всех направлениях нитей, часто образующих ячейки прямоугольной формы. В распределении дендритов в кутикуле *Astragalus richardsonii* выявляется радиальная ориентация отдельных тяжей, расположенных почти перпендикулярно поверхности эпидермальных клеток. Кроме того, в кутикуле двух последних видов наблюдается хаотичное распределение дендритов.

Распределение дендритов в кутикуле устьиц и волосков, сходное у всех исследованных видов, отличается от их распределения в основных клетках эпидермы. В кутикулярных гребнях устьиц (табл. I, *б*), в клетках при основании волосков (табл. I, *а*) и железок кутикула всегда пронизана сильно разветвленной сетью дендритов. При этом здесь обычно имеются один или несколько центральных тяжей (табл. I, *а*, показано двойной стрелкой), от которых ответвляется множество боковых нитей, а иногда наблюдаются электронноплотные участки с большим скоплением дендритоподобных фибрилл.

Гистохимические реакции показали, что при добавлении к фиксатору рутения красного в кутикуле отчетливо видны дендриты без контрастирования срезов на сетках (табл. IV, *а*, см. вклейку). При обычной фиксации без последующего контрастирования срезов кутикула имеет вид гомогенного темного слоя (табл. IV, *б*). После контрастирования свинцом дендриты отчетливо видны. Довольно трудно визуально оценить степень различий в распределении дендритов как у разных видов, так и на отдельных участках листа одного вида. Создается впечатление, что среди исследованных растений в целом наибольшей плотностью дендритов обладают ксерофиты. В пределах же листовой пластинки плотность дендритов больше в утолщенных местах кутикулы (края листа, участки над тканью жилок, кутикулярные гребни устьиц, основания волосков и железок).

У *Alhagi canescens*, *Smirnovia turkestana*, *Oxytropis gorodkovii* и *Astragalus alpinus* в кутикуле листа выявляются электроннопрозрачные участки, обычно расположенные в ее внутренней части (табл. II, *б*). Эти участки имеют округлые очертания как на поперечных, так и на парадермальных срезах.

В целом по характеру и плотности распределения дендритов, а также по наличию электроннопрозрачных включений в толще кутикулы можно условно выделить 3 слоя. Для удобства описания обозначим внутренний слой $кс_1$, лежащий над ним слой — $кс_2$ и третий — $кс_3$.

Наиболее характерным признаком слоя $кс_1$ является наличие большого числа электроннопрозрачных включений округлой формы. Можно предположить, что эти включения как бы раздвигают сеть дендритоподобных структур в местах их внедрения в кутиклу. У различных видов растений слой, содержащий электроннопрозрачные включения, развит по-разному. Наибольшей толщины он достигает у *Alhagi canescens* (табл. II, *б*). У других ксерофитов он обычно менее выражен. У мезофитов и гигрофитов такой слой, как правило, отсутствует, а если в кутикуле и встречаются электроннопрозрачные участки, то они обычно очень мелкие. Эта зона кутикулы не имеет четко очерченной внутренней границы, поскольку в нее на разную глубину часто внедряется целлюлозный слой оболочки.

В слое $кс_2$ электроннопрозрачные включения отсутствуют, поэтому дендриты располагаются здесь более равномерно (табл. II, *б*). Этот слой обычно включает большую часть толщи кутикулы и у ксерофитов выражен гораздо сильнее, чем у мезофитов и гигрофитов. $кс_3$ — очень тонкий гомогенный слой, в нем не обнаруживаются ни электроннопрозрачные включения, ни дендриты (табл. IV, *в*, *г*). При сравнении слоя $кс_3$ у ксерофитов, мезофитов и гигрофитов возникают большие трудности, так как он часто сливается с общим фоном и его внешняя граница плохо выявляется. Тем не менее при просмотре большого материала складывается впечатление, что этот слой у гигрофитов и мезофитов развит сильнее, чем у ксерофитов.

## Обсуждение

В кутикуле исследованных представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях, были выявлены дендритоподобные структуры, ранее описанные в литературе (Schnepf, 1964; Sievers, 1968; Maier, 1968; Martin, Juniper, 1970; Chafe, Wardrop, 1973; Мирославов, Жигар, 1973; Мирославов, 1974). Характер и плотность распределения дендритов существенно различаются у изученных видов. По характеру их распределения в толще кутикулы можно выделить три основных морфологических типа: 1) кустистое распределение, 2) ячеистое, 3) хаотичное. Каждый из этих типов не исключает других, а часто дополняет в общем рисунке дендритов в толще кутикулы. Кроме дендритоподобных структур, в кутикуле бобовых отмечены электроннопрозрачные включения сферической формы, которые либо примыкают друг к другу, либо располагаются изолированно и всегда окружены сетью дендритов. Внутри этих включений дендриты никогда не наблюдались.

По данным Е. А. Мирославова и М. П. Жигар (1973), дендриты кутикулы злаков имеют пектиновую природу. У бобовых они, вероятно, также содержат большое количество пектиновых веществ, так как хорошо окрашиваются рутением красным. На пектиновую природу таких структур ранее указывал Шнепф (Schnepf, 1964). Следует также отметить, что дендриты хорошо окрашиваются цитратом свинца, который таким образом выявляет пектины; по мнению Даниловой (1974), он может быть своеобразным реагентом на эти вещества.

Функция дендритов еще окончательно не выяснена. Согласно Зиверсу (Sievers, 1968), дендриты придают кутикуле эластичность. По мнению

Майер (Maier, 1968), Чейфа и Уордропа (Chafe, Wardrop, 1973), дендриты представляют собой структуры, по которым осуществляется транспорт предшественников кутина и воска.

Учитывая высокое содержание пектинов — веществ гидрофильных — в дендритоподобных структурах, последние, вероятно, можно рассматривать и как пути передвижения воды с растворенными в ней веществами (Watzel, 1924; Kamp, 1930; Krause, 1935; Свешникова, 1956; Schieferstein, Loomis, 1959; Bancher et al., 1960; Антипов, 1971), которые, как известно, легко проникают через кутикулу. Очень наглядно движение воды через наружную клеточную стенку растений и далее через кутикулу было показано и в работе Гаффа, Чамберса и Маркуса (Gaff et al., 1964). Они наблюдали осаждение частиц золя золота в наружной клеточной стенке и кутикуле листьев *Helxine*.

Как известно, через кутикулу проникают и различные газы (Mitchell, 1936; Schneider, Childers, 1941; Freeland, 1948; Ромашко, 1965; Вознесенский, 1966; Дорохов, 1967). Не исключено также, что дендриты являются путями перемещения через кутикулу газов. Водный поток не должен служить препятствием для такого передвижения, а скорее способствует ему.

Помимо дендритов, в кутикуле некоторых видов бобовых, в частности в кутикуле *Alhagi canescens*, выявлены электроннопрозрачные включения, имеющие округлые очертания как на продольных, так и на парадермальных срезах. Природа описанных структур неизвестна. В исследованиях компонентов восков яблок (Mazliak, 1963; Морозова, Салькова, 1971) показано, что старение яблок сопровождается накоплением в их кутикуле мягких восков. Описанные электроннопрозрачные включения мы наблюдали в кутикуле полностью сформированных и, возможно, начинающих стареть листьев. Известно, что воск является довольно электроннопрозрачным веществом. Все это дает некоторые основания предполагать, что описываемые образования представляют собой включения воска.

Электроннопрозрачные включения и дендриты имеют характерную локализацию. Первые концентрируются в основном в слое $кс_1$, тогда как вторые распространены почти по всей толщине кутикулы, немного не достигая ее поверхности. Вследствие этого в кутикуле проявляется слоистость. Слой $кс_1$ характеризуется наличием как электроннопрозрачных включений, так и дендритов. Слой $кс_2$ содержит только дендриты, и, наконец, самый наружный слой $кс_3$ не обнаруживает ни дендритов, ни электроннопрозрачных включений.

Кутикулярный покров исследованных нами растений аридных местообитаний имеет значительно большую толщину, чем у мезофитов и гигрофитов. Кроме этого общеизвестного факта, мы обнаружили, что у растений, произрастающих в условиях недостаточного увлажнения, кутикула обладает довольно сильно выраженной складчатостью. Так, у *Alhagi canescens* кутикула по краю листовой пластинки и над тканью центральной жилки с абаксиальной стороны листа характеризуется складчатостью сложной конфигурации. У мезофитов складчатость кутикулы выражена значительно меньше. У *Vicia cracca* она обнаружена на некоторых участках края листа и над тканью центральной жилки с абаксиальной стороны. При этом высота складок в кутикуле края листа не везде одинакова, а над жилкой складки слабо развиты. У гигрофитов складчатость кутикулы вообще не наблюдалась.

Таким образом, между степенью складчатости кутикулы и условиями произрастания растений у исследованных нами видов наблюдается определенная корреляция: чем суше климат, тем сильнее выражена складчатость. Различия в складчатости кутикулы скорее всего обусловливаются особенностями роста их эпидермальных клеток. Как известно, кутикула образуется на ранних стадиях развития листа (или другого органа). В период интенсивного выделения кутикулы у молодых листьев образуются складки. По мере роста листа кутикула постепенно расправляется и обычно становится ровной. При интенсивном выделении кутикулы, что наблюдается у ксерофитов, клетки растягиваются меньше и складки кутикулы не полностью расправляются; во всяком случае это, видимо, имеет место у исследованных нами растений. Пока трудно сказать, является ли складчатость кутикулы приспособительным признаком. Хотелось бы лишь обратить внимание на то, что у некоторых видов, в частности у *Alhagi canescens*, в отдельных участках поверхности листа благодаря довольно сложной конфигурации наружных стенок эпидермальных клеток и крупных складок кутикулы образуются почти замкнутые полости. Они, вероятно, могут создавать своеобразные локальные условия водного режима. В складках кутикулы всегда обнаруживаются особенно сильно развитые дендриты.

Анализируя строение кутикулы растений различных экологических групп, следует остановиться и на особенностях ее субмикроскопического строения. Как уже сказано выше, в кутикуле бобовых выявляются два, а иногда три слоя: $кс_1$, $кс_2$, $кс_3$. Слои $кс_1$ и $кс_2$ содержат сильно развитую сеть дендритов. Имеются основания полагать, что дендриты состоят из пектинов или во всяком случае содержат большое количество их. Пектины являются веществами гидрофильными, следовательно, по ним может довольно легко передвигаться вода с растворенными в ней веществами. Поэтому указанные слои кутикулы должны быть относительно легко проницаемы для воды. Не содержит дендритов лишь самый наружный, гомогенный и, вероятно, менее проницаемый для воды слой $кс_3$. Этот слой имеет приблизительно одинаковую толщину у ксерофитов и мезофитов, а у гигрофитов он может быть даже более развит. Увеличение толщины кутикулы у растений засушливых местообитаний происходит за счет внутренних слоев, т. е. слоев, пронизанных дендритами.

По данным Кампа (Kamp, 1930), растения с толстой кутикулой нередко имеют более высокую интенсивность кутикулярной транспирации, чем виды с более тонкой кутикулой. В этой связи возникает вопрос о роли кутикулы как защитного слоя, ограничивающего отдачу воды растением. Интересно также сопоставить интенсивность кутикулярной транспирации различных участков поверхности листа с толщиной их кутикулярного покрова. Известно, например, что наиболее интенсивная кутикулярная транспирация наблюдается над жилками и у основания волосков (Штруггер, 1953; Franke, 1960, 1961, 1964, 1967; Yamada et al., 1966; Grncarevic, Radler, 1967; Schönherr, Bukovac, 1970) и именно в этих же местах кутикула достигает наибольшей толщины. По мнению Штруггера (1953), повышенная кутикулярная транспирация у основания кроющих волосков объясняется тем, что в этих местах кутикула имеет субмикроскопические поры. Однако под электронным микроскопом поры у основания волосков не обнаруживаются, но здесь обычно выявляются хорошо развитые дендриты, диаметр которых бывает особенно большим (табл. 1, *а*). По нашему мнению, именно этим объясняется повышенная кутикулярная транспирация у основания кроющих волосков. Высокая кутикулярная транспирация основных эпидермальных клеток, расположенных над жилками, видимо, также обусловлена хорошо развитой системой дендритов в этих местах. Таким образом, проницаемость кутикулы определяется не только ее толщиной (как обычно принято считать), но и ее строением, и при наличии хорошо развитой системы дендритов даже толстая кутикула может довольно легко пропускать воду.

Приношу глубокую благодарность Е. А. Мирославову за руководство работой и М. Ф. Даниловой и А. Е. Васильеву за ценные советы и замечания.

## ЛИТЕРАТУРА

Антипов Н. И. (1971). О соотношении между кутикулярной и устьичной транспирацией у древесных и кустарниковых растений. Физиол. раст., 18, 6. — Бармичева Е. М., М. Ф. Данилова. (1973). Распределение пектиновых веществ в клеточных стенках кончика корня *Raphanus sativus* L. по данным гистохимии. Бот. ж., 58, 9. — Вознесенский В. Л. (1966). К вопросу о газообмене растений. Физиол. раст., 13, 2. — Данилова М. Ф. (1974). Структурные основы поглощения веществ корнем. — Дорохов Б. Л. (1967). О возможности внеустьичного дыхания у яблони. ДАН СССР, 176, 3. — Жигар М. П. (1974). Структура наружных стенок клеток эпидермиса злаков в связи с их проницаемостью. Канд. дисс. БИН, Л. — Мирославов Е. А. (1974). Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Мирославов Е. А., М. П. Жигар. (1973). Электронномикроскопическое изучение наружных стенок эпидермальных клеток *Poa annua* L., *Dactylis glomerata* L. и *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. Бот. ж., 58, 10. — Морозова Н. П., Е. Г. Салькова. (1971). Кутикула растений, ее строение и состав. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Ромашко Я. Д. (1965). Газообмен фотосинтеза и дыхания через нижнюю и верхнюю поверхности листа. В кн.: Фотосинтез и продуктивность растений. Киев. — Свешникова В. М. (1956). К изучению водного режима растений Восточного Памира. Бот. ж., 41, 8. — Штруггер З. (1953). Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. М. — Bancher E., J. Hölzl, J. Klima. (1960). Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Kutikula der Zwiebelschuppe von *Allium cepa*. Protoplasma, 52, 2. — Chafe S. C., A. B. Wardrop. (1973). Fine structural observation on the epidermis. II. The cuticle. Planta, 109. 1. — Franke W. (1960). Über die Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. I. Beobachtungen an *Plantago major*. — Franke W. (1961). Ectodesmata and foliar absorption. Amer. J. Bot., 48, 8.— Franke W. (1964). Über die Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. III. Nachweis der Beteiligung der Ektodesmen an der Stoffaufnahme durch Blätter mittels radioaktiver Stoffe. Planta, 61 1. — Franke W. (1967). Mechanisms of foliar penetration of solutions. Ann. Rev. Plant Physiol., 18. — Freeland R. O. (1948). Photosynthesis in relation to stomatal frequency and distribution. Plant Physiol., 23, 4. — Gaff D. F., T. C. Chambers, K. Markus. (1964). Studies of extrafascicular movement of water in the leaf. Austr. J. Biol. Sci., 17, 3. — Grncarevic M., F. Radler. (1967). The effect of wax components on cuticular transpiration — model experiments. Planta, 75, 1. — Jarvis L. R., A. B. Wardrop. (1974). The development of the cuticle in *Phormium tenax*. Planta, 119, 2. — Kamp H. (1930). Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. J. Wiss. Bot., 72, 3. — Krause M. H. (1935). Beiträge zur Kenntnis der Wasseraufnahme durch oberirdische Pflanzenorgane. Österreich. Bot. Zeitschr., 84. — Maier U. (1968). Dendritenartige Strukturen in der Cuticularschicht von *Lilium candidum*. Protoplasma, 65, 1—2. — Martin J. T., B. E. Juniper. (1970). The cuticles of plants. — Mazliak P. (1963). La cire cuticulaire des pommes. Rev. génér. Bot., 4,4. — Mitchell J. W. (1936). Effect of atmospheric humidity on rate of carbon fixation by plants. Bot. Gaz., 98, 1. — Schieferstein R. H., W. E. Loomis. (1959). Development of the cuticular layers in angiosperms. Bot. Rev., 9, 9. — Schneider G. W., N. F. Childers. (1941). Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration and transpiration of apple leaves. Plant Physiol., 16, 3. — Schnepf E. (1964). Über Zellwandstrukturen bei den Köpfchendrüsen der Schuppenblätter von *Lathraea clandestina* L. Planta, 60, 5. — Schönherr J., M. J. Bukovac. (1970). Preferential polar pathways in the cuticle and their relationship to ectodesmata. Planta, 92, 3. — Sievers A. (1968). Zur Epidermisaußenwand der Fühlborsten von *Dionaea muscipulla*. Planta, 83, 1. — Wetzel K. (1924). Die Wasseraufnahme der höheren Pflanzengemäßiger Klimate durch oberirdische Organe. Flora, 17. — Yamada Y., H. P. Pasmussen, M. J. Bukovac, S. H. Wittwer. (1966). Binding sites for inorganic ions and urea on isolated cuticular membrane surfaces. Amer. J. Bot., 53, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 XI 1975 г.

## SUMMARY

Electron microscopic investigation of leaf cuticular cover in some representatives of legumes, growing in different ecological conditions, has been undertaken. It was shown that the cuticule contains a large number of dendrite-like structures and electron transparent inclusions. According to the presence and comparative abundance of dendrites and inclusions 3 layers were differentiated. The thickening of xerophytes' cuticle is provided only by layers containing dendrites. The functional importance of the cuticle is discussed.

# МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 519.27 : 005 : 581.9 : 912 (084.3—36)

**И. С. Ильина, Н. В. Кобелева**

## ОПЫТ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ КАРТЫ С ЦЕЛЬЮ РАЙОНИРОВАНИЯ

I. S. ILJINA, N. V. KOBELEVA. THE EXPERIENCE OF QUANTITATIVE ANALYSIS OF A GEOBOTANICAL MAP WITH THE PURPOSE OF SUBDIVISION

Количественный анализ геоботанической карты, проведенный авторами для целей районирования, включает составление матрицы первичных данных, отыскание исходных аналитических единиц — площадей выявления (ПВ) геоботанической карты, определение величин мер сходства между ПВ и построение региональных плеяд; выделение регионов разных таксономических уровней и уточнение их границ с помощью ЭВМ. В итоге проводится геоботаническая интерпретация аналитически выделенных регионов, устанавливается их таксономический ранг.

### Постановка вопроса, цель исследования

Предпринятый нами опыт количественного анализа геоботанической карты с помощью ЭВМ преследует цель выявить пространственные гомогенности растительного покрова, отображенные на карте и представляющие собой территориальные сочетания различных типологических единиц растительности. Эти пространственные сочетания могут иметь разное таксономическое значение, т. е. образовывать территориальные подразделения разного ранга, что будет зависеть от масштаба карты, ее информативности, от объема и содержания картируемых единиц. Задача геоботаника — интерпретировать все выявленные пространственные связи и гомогенности, установить их геоботанической смысл и объяснить причины их образования.

Поиск путей более объективного анализа типологической карты растительности в данном случае продиктован стоящей перед нами конкретной задачей — проведением геоботанического районирования обширного региона — Западно-Сибирской равнины.

Как известно, геоботаническое районирование в большинстве случаев проводится на основе типологической карты. Этот метод в настоящее время считается наиболее обоснованным (Сочава, 1966; Карамышева, Рачковская, 1973). И хотя сама по себе типологическая карта растительности (особенно средне- и мелкомасштабная) является продуктом довольно субъективной интерпретации многих, иногда очень разнородных данных, все же при районировании больших территорий она до сих пор остается единственно реальной и объективной основой. Выделенные по ней территориальные подразделения разного таксономического ранга используются не только для теоретических обобщений, но и с чисто прикладными целями — для оценки экологического и ресурсного потенциала территории, возможностей применения различных хозяйственных мероприятий и т. п. В этом случае от карт геоботанического, как и любого другого природного, районирования требуются уже не только качественные, но и количественные данные, например размеры площадей земель разных категорий, степень заболоченности или облесенности территории и др. Обычно такие подсчеты делаются в границах регионов, выделенных чисто визуальным методом (Козлова, 1966; Ивашутина, Николаев, 1969); при этом площади их могут существенно различаться в зависимости от интерпретации того или иного исследователя, производящего районирование. Формализованный анализ с помощью ЭВМ увеличивает степень объективности и точности той информации, которую мы извлекаем из геоботанического содержания карты, а главное он позволяет при заранее заданных условиях (определяемых принципами и целями районирования) получать однозначные результаты в проведении границ регионов, в подсчете площадей разных типов земель по растительному покрову и т. п.

Приступая к количественному анализу геоботанической карты для целей региональной классификации растительности (районирования), мы исходим из следующих теоретических положений и определений.

Геоботаническое районирование подразумевает выделение и картографирование территориальных единиц растительного покрова, обладающих определенной степенью гомогенности (однородности).[1] В силу того что степень однородности регионов неодинакова, районирование носит многоступенчатый характер, а выделенные таксоны находятся между собой в определенном соподчинении (Исаченко, 1965). Установление степени однородности, ее количественного и качественного выражения в настоящее время признается важнейшим критерием объективности произведенного разделения территории (Преображенский, 1966).

При использовании типологической карты для решения проблемы районирования вполне правомерным является известное положение В. Бунге о том, что «в географии эта задача сводится к перемещению границ на карте с тем, чтобы добиться возможно большей гомогенности в пределах районов и возможно большей гетерогенности между ними» (Бунге, 1967 : 42).

Следует далее определить само понятие однородности. Если взять за основу приведенные В. И. Василевичем высказывания Даля и Гадача (Василевич, 1969 : 176), то в применении к объекту нашего исследования некоторый тип геоботанических выделов мы будем называть однородно распределенным на отдельном участке карты, если вероятность найти его внутри площадки определенного размера одинакова во всех частях этого участка карты. Данный участок карты мы называем однородным, если типы выделов, представленные на нем, имеют однородное распределение.

В качестве основных признаков, характеризующих однородные регионы, при построении алгоритма программ для ЭВМ мы используем: 1) набор типов геоботанических выделов, 2) соотношение их площадей. Согласно принципам геоботанического районирования данного масштаба (Сочава, 1966, 1972; Куминова, 1967), эти два признака можно считать главными при выделении округов и районов. Некоторые другие характеристики, необходимые для обоснования этих таксонов — величина геоботанических выделов, их взаимное расположение и др.—мы учитываем уже в процессе геоботанической интерпретации.

В данном случае мы проводим универсальное (Сочава, 1962) геоботаническое районирование, т. е. опираемся на общефитоценотическое содержание выделов типологической карты. Но это не исключает возможности по той же самой карте выявлять гомогенные территории и по другим признакам растительности, например по экологическим, флористическим или динамическим. Тогда разработанное районирование будет иметь специализированный или прикладной характер.

Сформулированная выше цель нашего исследования выдвигает для его решения ряд конкретных задач.

Главная задача заключается в разработке алгоритма нахождения аналитических критериев для выявления на геоботанической карте регионов, обладающих разной степенью гомогенности. Наиболее трудным моментом в ее решении является отыскание той минимальной площади, которая явилась бы исходным объектом, основной единицей, с помощью которой можно произвести пространственный анализ закартированной территории, используя количественные методы. Проблема отыскания такой единицы во многом сходна с проблемой определения минимум-ареала, или площади выявления (Василевич, 1969). Здесь также требуется найти наименьшую площадь, на которой выражены типичная композиция и структура некоторого пространства.

---

[1] В данном случае мы имеем в виду не однородность типов геоботанических выделов, а однородность их пространственных сочетаний. В пределах этих сочетаний геоботанические выделы могут быть гетерогенными по структуре, например подразделения болотной и пойменной растительности.

Далее совершенно очевидно, что геоботаническая карта, составленная для достаточно большой территории, будет весьма разнородна как по набору типов геоботанических выделов, так и по соотношению их площадей и, следовательно, площади выявления в разных частях ее будут различными. Из этого следует еще одна важная задача — отыскание тех относительно гомогенных территорий, в пределах которых надо определять площади выявления.

Допустим, мы нашли такие относительно гомогенные участки карты, для которых определили площади выявления — квадраты (или прямоугольники) соответствующих размеров. Тогда с помощью формул, характеризующих меру сходства, можно вычислить сходство между квадратами, т. е. установить величину пространственных связей, и на основании выявленных пороговых значений этих связей сгруппировать квадраты в различного типа региональные плеяды, которые и будут представлять собой пространственные однородности разного порядка — разного таксономического уровня.

Чтобы приблизить затем аналитические границы полученных регионов к естественным, потребуется провести с помощью ЭВМ еще ряд операций по выявлению соотношения площадей типологических подразделений растительности внутри региональных плеяд, анализ связей пограничных квадратов и т. д.

Всю последовательность выполненной работы можно представить в виде нескольких этапов. Их краткому описанию и посвящены следующие разделы статьи.

## Составление матрицы первичных данных

В качестве исходного материала в проведенном исследовании мы использовали типологическую геоботаническую карту района Среднего Приобья м. 1 : 1 000 000.

Как известно, типологические выделы геоботанической карты относятся к категории качественных признаков. Чтобы выразить их количественно с целью пространственного анализа карты, можно использовать «выборочный метод» (Дмитриев, 1965). Этот метод основывается на том, что всякая карта представляется как совокупность множества точек, определенная доля которых приходится на ту или иную категорию отраженных на карте признаков (в нашем случае — геоботанических выделов). Если из этого множества отобрать некоторое конечное число точек, то соотношение частот в выборке (т. е. соотношение числа точек, приходящихся на тот или иной геоботанический выдел) может характеризовать те частоты, с которыми встречаются данные категории признаков на карте (Дмитриев, 1965).

Для нашей цели указанный метод применяется следующим образом. Вся исследуемая территория (в данном случае анализируемая карта) покрывается сетью точек, расположенных через одинаковые пространственные интервалы, иначе говоря, накладывается равномерная сетка с шагом $h$, где размер $h$ удовлетворяет условию, при котором в каждый выдел анализируемой карты попадает хотя бы одна точка регулярной сетки, т. е. величина $h$ должна быть меньше или равна половине диаметра сечения наименьшего выдела. Для нашего фрагмента карты величины $h$ равны 3 мм.

Для дальнейших преобразований исходную информацию удобно представить в виде прямоугольной матрицы $X$, где первый индекс каждого элемента означает номер точки по вертикали используемой регулярной сетки, второй — номер точки по горизонтали.

Таким образом, имеем матрицу $X\{x_{ij}\}$

$$X\{x_{ij}\} = \begin{pmatrix} x_{11} & x_{12} \ldots & x_{1j} & \ldots & x_{1m} \\ x_{21} & x_{22} \ldots & x_{2j} & \ldots & x_{2m} \\ \cdot & \cdot\ \cdot & \cdot & \cdot\ \cdot & \cdot \\ x_{i1} & x_{i2} \ldots & x_{ij} & \ldots & x_{im} \\ \cdot & \cdot\ \cdot & \cdot & \cdot\ \cdot & \cdot \\ x_{n1} & x_{n2} \ldots & x_{nj} & \ldots & x_{nm} \end{pmatrix}, \qquad (1)$$

где $x_{ij}$ соответствует номеру типа геоботанического выдела, на который попала точка с координатами $i$, $j$.

## Выделение относительно однородных площадей геоботанической карты — первичных ареалов гомогенности

Как было сказано выше, на первом этапе анализа геоботанической карты мы должны выделить те максимальные относительно гомогенные территории, внутри которых степень варьирования геоботанических выделов[2] позволяет анализировать их с помощью минимального квадрата одной величины. Назовем их первичными ареалами гомогенности (ПАГ).

Для отыскания ПАГ нами был избран графический способ, который является простым и наглядным; алгоритм его быстро выполняется ЭВМ. Если строки вышеупомянутой матрицы X $\{x_{ij}\}$ изобразить графически, отложив по оси абсцисс номера столбцов исходной матрицы (соответствующие номерам точек исходной регулярной сетки по горизонтали), а по оси ординат — номера типов выделов, последовательность которых определяется по легенде, то исходную информацию можно представить в виде графических спектров, состоящих из набора типов геоботанических выделов (рис. 1).

В результате просчета по соответствующей программе на ЭВМ всей матрицы исходных данных размерностью $n \times m$ получаем $n$ графиков из $m$ соединенных точек. Графики строятся (выдаются ЭВМ) на кальке, затем анализируются путем наложения друг на друга. Выявляющиеся при этом по сходной конфигурации графиков территории соответствуют первичным ареалам гомогенности.

На рис. 1 показано четыре графических спектра. На оси ординат типы выделов даны в последовательности *7а*, *6а*, *5а*, *1с*, *1о*, *1б*, их геоботаническое содержание раскрывается в легенде к фрагменту карты растительности Среднего Приобья (см. ниже). По качественному (набор типов выделов) и количественному (число точек, приходящихся на их площадь) сходству они объединяются в два ПАГ — *1* и *2*; *3* и *4*.

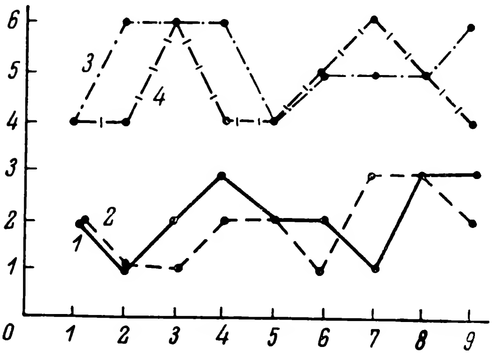


Рис. 1. Графические спектры.

*На оси абсцисс* — номера столбцов исходной матрицы, *на оси ординат* — типы геоботанических выделов; *1* — график первой строки матрицы, *2* — второй, *3* — третьей, *4* — четвертой.

---

[2] Имеется в виду варьирование по заданным условиям — набору типов геоботанических выделов и соотношению их площадей.

Итак, на данном этапе мы расчленяем имеющуюся совокупность исходных данных на более мелкие части; в нашем случае мы делим всю площадь геоботанической карты на однородные ареалы ПАГ, в пределах которых далее определяются площади выявления.

Указанным методом на анализируемом фрагменте геоботанической карты мы выделили четыре ПАГ.

## Определение площадей выявления

Под площадью выявления (ПВ) мы подразумеваем наименьшую площадь некоторой однородной территории, в которой выражаются основные свойства этой территории. Проблема определения ПВ является одной из центральных при построении с помощью ЭВМ территориальной классификации (районирования) растительности по геоботанической карте. ПВ является той исходной единицей информации, с помощью которой мы проводим количественный анализ карты. Обычно эта единица представляется в виде квадрата, реже — прямоугольника.

Как было указано выше, площади выявления для разных частей карты будут иметь разную величину. Это зависит от свойств ПАГ, выявленных на предыдущем этапе анализа карты.

Дальнейшая обработка на ЭВМ с целью определения ПВ будет проходить отдельно по каждому ПАГ, причем для подсчетов мы также должны представить данные в виде матрицы, каждый элемент которой соответствует номеру типа геоботанического выдела (см. легенду).

Возьмем одну из матриц, элементы которой соответствуют данным ПАГ.

На этой матрице мы строим серию квадратных площадок постепенно увеличивающихся размеров (рис. 2). Для этого мы берем точку (назовем ее «опорной точкой выявления»)[3] и от нее начинаем строить квадраты, увеличивая каждый раз размер их стороны на шаг $h$ — на одну точку исходной регулярной сетки. Тогда с увеличением размеров квадрата будет нарастать и количество информации[4] (набор типов выделов и соотношение их площадей), заключенной в них. Но это нарастание будет происходить лишь до определенного предела, после чего дальнейшее увеличение площади квадрата не будет существенно отражаться на его информации.

Для определения изменения информации между двумя квадратами разной величины (квадратами $i$ и $j$, причем $i < j$) предлагаем следующую формулу

$$F_i = \sum_{j=1}^{m} \left| \frac{c_{i,j}}{\sum\limits_{k=1}^{m} c_{i,k}} - \frac{c_{i+1,j}}{\sum\limits_{k=1}^{m} c_{i+1,k}} \right|, \qquad (2)$$

где $i = \overline{1,\ n-1}$ и $c_{i,j}$, $c_{i,k}$, $c_{i+1,j}$, $c_{i+1,k}$ являются элементами матрицы $C\{c_{i,j}\}$ размерности $n \times m$, строки которой соответствуют номерам вложенных квадратов, а столбцы — номерам типов геоботанических выделов.

Следовательно, для $n$ вложенных квадратов имеем вектор $F\ (1 : n-1)$, величины элементов которого вычисляются по формуле (2).

Далее по значениям элементов вектора строим график, показывающий изменение количества информации с увеличением площади квадрата. На рис. 3 для примера показан один из графиков изменения количества информации с увеличением площади квадрата, построенный по данным первого ПАГ. Величина стороны квадрата ПВ от данной опорной точки будет равна абсциссе точки графика $x_e$, умноженной на $h$, если $F_e$, $F_{e+1}$, . . ., $F_{n-1}$ будет меньше некоторой малой наперед заданной величины $\varepsilon \geqslant 0$,

---

[3] Обоснование выбора опорной точки выявления здесь не рассматривается.

[4] Информация в данном случае понимается в обыденном смысле как набор сведений.

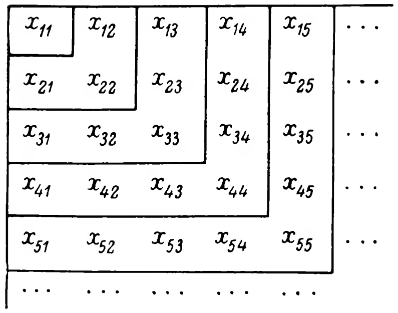

$x_{11}$ $x_{12}$ $x_{13}$ $x_{14}$ $x_{15}$ ...
$x_{21}$ $x_{22}$ $x_{23}$ $x_{24}$ $x_{25}$ ...
$x_{31}$ $x_{32}$ $x_{33}$ $x_{34}$ $x_{35}$ ...
$x_{41}$ $x_{42}$ $x_{43}$ $x_{44}$ $x_{45}$ ...
$x_{51}$ $x_{52}$ $x_{53}$ $x_{54}$ $x_{55}$ ...
... ... ... ... ...

Рис. 2. Схема увеличения площади квадрата для определения ПВ.

$x_{11}$ — опорная точка выявления.

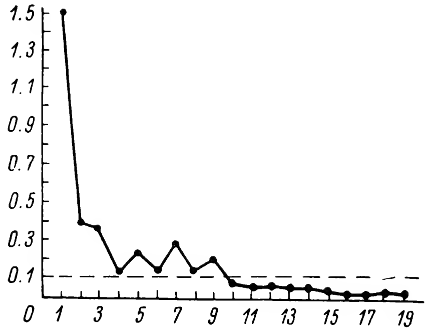


Рис. 3. График изменения количества информации с увеличением площади квадрата.

*На оси абсцисс* — номера вложенных квадратов, *на оси ординат* — величины элементов вектора $F$.

где $\varepsilon$ — та максимальная величина информации, которая не будет существенно отражаться на сходстве вложенных квадратов. Мы приняли $\varepsilon = 0.1$.

Из графика рис. 3 видно, что ПВ для взятой опорной точки будет равна $h \times 10$, так как информация между 10 и 11, 11 и 12, 12 и 13 и последующими квадратами увеличивается не более, чем на $\varepsilon = 0.1$. Иначе говоря, с некоторой погрешностью можно считать, что информация не увеличивается совсем.

В результате анализа взятого фрагмента геоботанической карты были определены следующие размеры ПВ в пределах четырех ПАГ: для 1-го ПАГ — прямоугольник размером $5h \times 10h$; для 2-го ПАГ — квадрат $10h \times 10h$; для 3-го ПАГ — прямоугольник $4h \times 12h$; для 4-го ПАГ — квадрат $8h \times 8h$.

## Определение величин пространственных связей между квадратами

После описанного выше определения величин ПВ для разных частей геоботанической карты (разных ПАГ) вся исходная информация карты должна быть перераспределена по сетке разновеликих квадратов и прямоугольников — ПВ.

Следующая задача заключается в том, чтобы математически определить меру сходства между квадратами, т. е. установить величину пространственных связей и на основании выявленных пороговых значений этих связей объединить смежные квадраты в региональные плеяды.

С этой целью в пределах всех квадратов учитывается встречаемость каждого типологического подразделения растительности, выраженная числом точек, приходящихся на площадь его распространения, и по этим показателям строится прямоугольная матрица $S\ \{s_{i,j}\}$. Строки этой матрицы соответствуют информации о каждом конкретном квадрате, где число точек, приходящихся на каждый тип выдела квадрата, фиксируется в столбце сведений об этом выделе.

Далее по алгоритму программы ЭВМ выдает серию величин мер сходства[5] между квадратами через заданные интервалы их величин. На каждой схеме любому квадрату задается порядковый номер. Площадь каждого квадрата на схеме делится на число клеток, соответствующее общему количеству рассматриваемых квадратов. Расположение клеток в каждом квадрате одинаковое. ЭВМ предварительно в соответствующие клетки

---

[5] Использована относительная мера сходства вида $r_{1,2} = \sum_i \min[\alpha_i, \beta_i]$, где $\alpha_i$, $\beta_i$ — доли $i$-х выделов в квадратах 1 и 2 (Семкин, 1973).

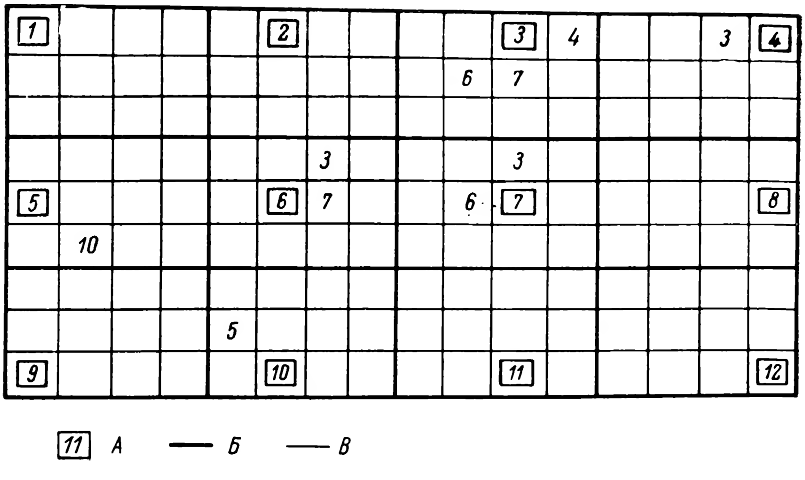


Рис. 4. Схема величин мер сходства между квадратами на уровне $r_1$.
А — номера квадратов, Б — границы квадратов, В — границы клеток в квадратах.

квадрата вписывает их номер. Далее машина фиксирует взаимосвязи между квадратами и отмечает это в соответствующих клетках. Рассмотрим величины мер сходства между 12 квадратами на уровне $r_1 = 0.80$. Допустим $r_{5,10} = 0.91$, $r_{6,7} = 0.81$, $r_{3,4} = 0.82$, $r_{3,7} = 0.83$, $r_{3,6} = 0.98$. В этом случае ЭВМ выдаст схему в виде рис. 4.

## Построение региональных плеяд

Анализируя выявленные на каждой схеме величины пространственных связей между квадратами (или прямоугольниками), можно далее приступить к построению региональных плеяд.

Региональной плеядой мы будем называть группу территориально смежных квадратов, связанных между собой на определенном уровне величин мер сходства.

При количественном анализе тех или иных явлений и объектов разными исследователями используются различные типы плеяд, отличающиеся по характеру и величине выявленных мер сходства: плеяды — «цепи», плеяды — «звезды», плеяды — «сетки» (Терентьев, 1960).

Для нашего случая мы выбрали построение плеяд только в виде «сеток», как отвечающее требованию наиболее прочных связей (Терентьев, 1960). При этом мы ввели подразделение плеяд «сеток» на три категории в зависимости от степени их прочности — «полные сетки», «почти полные сетки», «неполные сетки».

Итак, полной сеткой мы называем совокупность мер сходства $t_{\text{п}}$ группы и $n$ объектов при данном пороговом значении величины меры сходства, если при $n = 2$ $t_{\text{п}} = n - 1$, при $n = 3$ $t_{\text{п}} = n$, при $n > 3$ $t_{\text{п}} = 2n - 3 + \sum_{k=3}^{n-1} (n - k)$. Это значит, что «полная сетка» мер сходства существует тогда, когда имеются все возможные меры сходства на данном пороговом уровне.

Совокупность мер сходства $t_{\text{пп}}$ группы из $n$ объектов при данном пороговом значении меры сходства называется почти полной сеткой, если при $n \leqslant 3$ $t_{\text{пп}} = t_{\text{п}}$, $a = \text{const}$, при $n > 3$ $t_{\text{пп}} = t_{\text{п}} - \text{entier}\ (t_{\text{п}}/a)$, где для наших вычислений мы взяли $a = 5$.

Совокупность мер сходства $t_{\text{н}}$ группы из $n$ объектов при данном пороговом значении величин мер сходства называется неполной сеткой, если при $n \leqslant 4$ $t_{\text{н}} = t_{\text{пп}}$, при $n > 4$ $t_{\text{н}} = 5 + 5\ \text{entier}\ ((n - 4)/2) + 2\,(n - 2\,\text{entier}\ (n/2))$.

Пусть мы имеем 5 смежных квадратов, тогда при $a = 5$ $t_{\text{п}} = 10$, $t_{\text{пп}} = 8$, $t_{\text{н}} = 7$. Эта группа объектов образует полную сетку, если меры сходства между всеми этими квадратами (10 мер сходства) больше или равны пороговой величине меры сходства; они образуют почти полную сетку, если между двумя парами квадратов меры сходства меньше пороговой величины, и неполную сетку, если меры сходства меньше пороговой величины между тремя парами квадратов.

Для выделения регионов разных таксономических уровней, например двух — региона 1-го уровня и региона 2-го уровня, поступаем следующим образом. На первом этапе выделяем ядро первого региона, образующее полную сетку на определенном уровне величины меры сходства. Затем строим собственно регион 1-го уровня — почти полную сетку на том же уровне. Далее на следующем уровне, характеризующемся меньшей величиной меры сходства, выделяем ядро региона 2-го уровня — полную сетку, регион — неполную сетку, и т. д. Указанным способом в процессе анализа нашей геоботанической карты при величине меры сходства 0.93 были выделены ядра регионов и регионы первого таксономического уровня, при величине 0.75 — второго уровня, при 0.44 — третьего и при 0.30 — регионы четвертого таксономического уровня. Данные величины мер сходства между квадратами явились пороговыми. В процессе классификации эти пороговые уровни определялись с помощью переходного интервала мер сходства.

Переходным интервалом называется интервал величин мер сходства, в котором остаются без изменения ядра — полные сетки единиц рассматриваемого таксономического уровня. Существование переходного интервала можно считать объективным показателем выделения региональных плеяд разных уровней.

На схеме геоботанического районирования (см. ниже) ломаными линиями, образованными сторонами квадратов и прямоугольников, показана сетка региональных плеяд разных таксономических уровней, построенная с помощью ЭВМ при количественном анализе фрагмента геоботанической карты Среднего Приобья.

## Определение величин гомогенности, гетерогенности и коэффициента подобия выделенных региональных плеяд

Если опираться на приведенное в начале статьи положение Бунге (1967), то следует прежде всего подтвердить правомерность выделенных региональных плеяд разных таксономических уровней, определив величины гомогенности и гетерогенности.

Коэффициент гомогенности региона $A$, состоящего из $a_1, a_2, \ldots, a_n$ квадратов, т. е. $A(a_1, a_2, \ldots, a_n)$, есть

$$p_A = \frac{2\sum_{i=1}^{n-1}\sum_{j=i+1}^{n} r_{a_i a_j}}{n(n-1)}, \tag{3}$$

где $r_{a_i a_j}$ — мера сходства между $a_i$ и $a_j$ квадратами, причем $0 < p_A \leqslant 1$.

Коэффициент гетерогенности регионов $A(a_1, a_2, \ldots, a_n)$ и $B(b_1, b_2, \ldots, b_m)$ есть

$$q_{AB} = \frac{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{m} r_{a_i b_j}}{nm}, \tag{4}$$

где $r_{a_i b_j}$ — мера сходства между $a_i$ и $b_j$ квадратами, причем $0 \leqslant q_{AB} \leqslant 1$.

Следовательно, для каждого региона более высокого таксономического уровня $k$ мы имеем векторы коэффициентов гомогенности регионов $k$ — 1-го уровня. Пусть имеем некоторый регион $k$-го уровня $L$, состоящий из $l_1, l_2, \ldots, l_n$ регионов $k$ — 1-го уровня; тогда вектор коэффициентов гомогенности данного региона $L$ есть вектор размерности $n$, т. е. вектор $(p_1, p_2, \ldots, p_n)$.

Можно найти также гомогенитет региона $L$ $k$-го уровня, равный

$$P_{\Gamma} = \frac{\sum_{i=1}^{n} p_i}{n}, \tag{5}$$

т. е. средней коэффициентов гомогенности регионов $k - 1$-го уровня.

Но для региона $L$ $(l_1, l_2, \ldots, l_n)$ мы уже будем иметь матрицу коэффициентов гетерогенности

$$Q\{q_{ij}\} = \begin{pmatrix} 1 & q_{12} \ldots q_{1j} \ldots q_{1n} \\ q_{21} & 1 \ldots q_{2j} \ldots q_{2n} \\ \cdot & \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot \\ q_{i1} & q_{i2} \ldots 1 \ldots q_{in} \\ \cdot & \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot \\ q_{n1} & q_{n2} \ldots q_{nj} \ldots q_{nn} \end{pmatrix}.$$

Это симметричная матрица относительно главной диагонали, причем значения коэффициентов гетерогенности в данной матрице (значения коэффициентов гетерогенности между регионами $k - 1$-го уровня в пределах региона $L$ $k$-го уровня) должны быть $0 \leqslant q \leqslant 1$.

Гетерогенитет региона $L$ $k$-го уровня будет равен

$$Q_{\Gamma} = \frac{\sum\limits_{\substack{i=1 \\ u_i \neq 0}}^{n} \sum\limits_{j=w_1^i}^{w_{u_i}^i} q_{i,j}}{\sum\limits_{i=1}^{n} u_i}, \tag{6}$$

где $u_i$, $i = \overline{1, n}$ есть количество граничных регионов $k - 1$-го уровня с регионом этого же уровня $l_i$; $w^i$ $(1 : u_i)$ — вектор, элементами которого являются номера граничных регионов с регионом $l_i$, причем значения $w_j^i$, $j = \overline{1, u_i}$ всегда должны быть меньше $i$, т. е. коэффициенты гетерогенности между двумя данными регионами $k - 1$-го уровня суммируются только один раз. Следовательно, гетерогенитет региона $L$ равен средней из коэффициентов гетерогенности смежных регионов $k - 1$-го уровня.

Величину гетерогенности между регионами мы характеризуем с помощью еще одного показателя — коэффициента подобия.

Коэффициентом подобия $d$ между регионами одного уровня $A_1$, $A_2$, $\ldots$, $A_n$ называется разность между средними значениями коэффициентов гомогенности и гетерогенности данных регионов.

$$d = \frac{\sum\limits_{i=1}^{n} p_{A_i}}{n} - \frac{2 \sum\limits_{i=1}^{n-1} \sum\limits_{j=i+1}^{n} q_{A_i A_j}}{n(n-1)}. \tag{7}$$

Описанное выше определение величин гетерогенности имеет чрезвычайно важное значение и для решения другой задачи — определения таксономического ранга выделенных единиц. В данном случае требуется перейти к следующему уровню иерархии, т. е. сгруппировать все полученные ранее регионы четырех таксономических уровней в регионы разных таксономических рангов. Для этого были найдены новые аналитические показатели — «большие и малые скачки» переходных интервалов мер сходства.

Мы видели, что в процессе классификации выделение регионов разного таксономического уровня шло по определенным пороговым значениям мер сходства, выявляющимся в форме переходных интервалов — своего рода скачков. Но эти скачки — интервалы величин мер сходства — имеют разную значимость. Введем дополнительное определение. Назовем интервал величин мер сходства, после которого коэффициенты гетерогенности смежных регионов разных уровней будут меньше или равны нулю либо меньше или равны величине $0 + \tau$ (где $\tau$ — малая положительная величина), большим скачком; тогда все интервалы между таксономическими уровнями, после которых коэффициенты гетерогенности больше $0 + \tau$, будем называть малыми скачками.

Как указывалось выше, на анализируемом фрагменте геоботанической карты были выделены регионы четырех уровней, при этом выявились следующие переходные интервалы: 0.07 (между пороговыми величинами мер сходства 1 и 0.93); 0.18 (между 0.93 и 0.75), 0.31 (между 0.75 и 0.44) и 0.14 (между 0.44 и 0.30).

К каким же скачкам можно отнести эти интервалы? Оказалось, что на первых трех уровнях коэффициенты гетерогенности $q$ смежных регионов больше величины $\tau$; например, на уровне 0.93 один из $q$ (между регионами *20а* и *20б* — см. схему) $q_{20а,\ 20б} = 0.69$. На втором уровне 0.75 между регионами *20* и *22* $q_{20,\ 22} = 0.40$; на следующем уровне 0.44 $q$ двух смежных регионов тоже оказался больше — $q_{\mathrm{IV}_1,\ \mathrm{IV}_2} = 0.28$. Следовательно, рассмотренные интервалы можно отнести к малым скачкам.

На уровне 0.30 коэффициенты гетерогенности всех смежных регионов меньше величин $\tau$ и их интервал 0.14 является большим скачком.

В итоге все регионы, между которыми интервал величин мер сходства определялся малым скачком, мы отнесли к регионам I ранга, а регионы, где он определялся большим скачком — к регионам II ранга.

На анализируемом фрагменте карты мы получили 4 региона II ранга, включающие 28 регионов I ранга (см. схему).

В заключение в качестве примера приводим вычисленные по формулам (3), (4), (7) величины гомогенности, гетерогенности и коэффициенты подобия аналитически выделенных регионов I ранга 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26.

Треугольные матрицы коэффициентов гетерогенности, подобия и вектор гомогенности

| Коэффициенты подобия | Коэффициенты гетерогенности | | | | | | | Коэффициенты гомогенности |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **20** | 0.33 | 0.40 | 0.71 | 0.47 | 0.36 | 0.45 | 0.72 |
| | 0.38 | **21** | 0.21 | 0.32 | 0.21 | 0.29 | 0.29 | 0.71 |
| | 0.35 | 0.54 | **22** | 0.49 | 0.28 | 0.49 | 0.55 | 0.78 |
| | 0.02 | 0.40 | 0.26 | **23** | 0.48 | 0.34 | 0.47 | 0.73 |
| | 0.38 | 0.64 | 0.60 | 0.38 | **24** | 0.65 | 0.28 | 0.99 |
| | 0.50 | 0.56 | 0.40 | 0.52 | 0.34 | **25** | 0.51 | 0.99 |
| | 0.32 | 0.47 | 0.24 | 0.30 | 0.62 | 0.39 | **26** | 0.81 |

## Проведение границ выделенных регионов

Все регионы, которые мы выделили и проанализировали на предыдущих этапах работы, представляют собой плеяды, состоящие из территориально смежных квадратов, поэтому их границы проведены только по ребрам квадратов и имеют вид ломаной линии (см. схему).

Между регионами I ранга (районами) аналитические границы выявляются с точностью большого шага $H$, т. е. величины, равной длине стороны квадрата. Такие границы довольно далеки от естественных очертаний региона, хотя и дают полное представление о его составе и структуре. Чтобы эти границы приблизить к естественным, мы поступаем следующим образом. Внутри каждого региона I ранга, взятого в пределах его аналитических границ, выявляем процентное соотношение площадей, занятых разными типами геоботанических выделов.

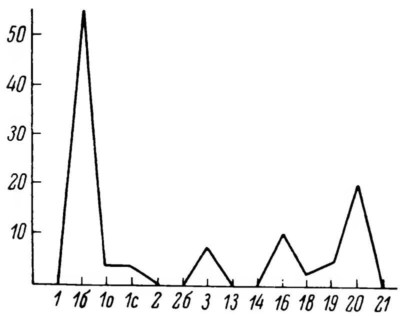
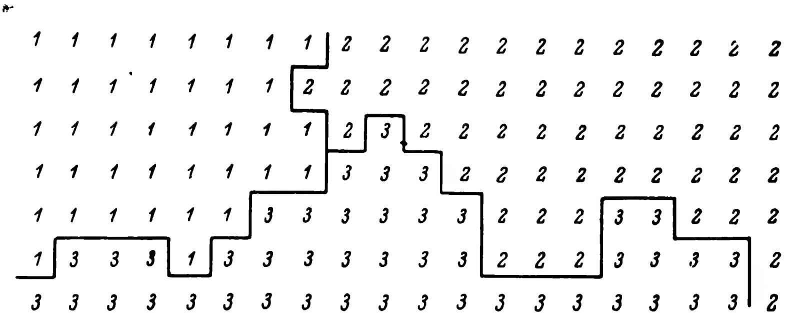


Рис. 5. График соотношения площадей типологических подразделений растительности.

*На оси абсцисс* — типы геоботанических выделов, *на оси ординат* — соотношение их площадей, выраженное в процентах.



| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 |
| 1 | 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 |
| 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 |

Рис. 6. Схема уточнения границ между регионами II ранга.

1 — точки, отнесенные ЭВМ ко II региону; 2 — точки, отнесенные ЭВМ к III региону; 3 — точки, отнесенные ЭВМ к IV региону. *Жирная линия* — аналитическая граница между регионами II ранга.

Эту операцию производит машина, она выдает графики (рис. 5), по которым видно, какие типы выделов занимают бóльшие площади в каждом регионе. В зависимости от этого все пограничные геоботанические выделы в их естественных границах присоединяются к тому региону, в котором они преобладают по площади. Если площади каких-либо выделов оказываются равными, то эти выделы разделяются и границы регионов проводятся по ребру смежных квадратов.

Границы между регионами II ранга (округами) при помощи ЭВМ проводятся с точностью малого шага $h$, что почти соответствует их естественным границам. Для этого сначала выявляется набор типов выделов, встречающихся в каждом регионе II ранга. По этому набору ЭВМ относит каждую точку из пограничной полосы к тому или иному региону. ЭВМ выдает схему (рис. 6), где точки с одинаковыми цифрами принадлежат одному региону; тогда границы этих регионов II ранга проводятся между точками, имеющими разное значение цифр (разную величину). На анализируемом фрагменте геоботанической карты указанным способом были уточнены аналитические границы выделенных регионов, в результате была получена окончательная схема геоботанического районирования (см. схему).

## Выявление регионов-аналогов

В процессе территориальной классификации на основе анализа всех полученных значений мер сходства между квадратами удается выявить регионы-аналоги, т. е. произвести типизацию территориальных единиц, что особенно важно при практическом использовании результатов геоботанического районирования.

Несколько регионов являются подобными, если они образуют почти полную сетку на низшем пороговом уровне среди пороговых уровней рассматриваемых регионов. Для выявления подобия регионов важны значения коэффициентов подобия.

При анализе фрагмента нашей геоботанической карты выявились следующие подобные регионы (см. схему): *6*, *4*, *9*; *13*, *19*; *15*, *18*; *14*, *17*; *20*, *23*; *24*, *25*, *27*.

## Геоботаническая интерпретация результатов количественного анализа карты

Первая наиболее трудная задача, которая возникает при геоботанической интерпретации результатов количественного анализа геоботанической карты, — это определение таксономического ранга территориальных единиц растительного покрова. Для этого необходимо, исходя из принципов геоботанического районирования, проанализировать состав и структуру растительности внутри аналитически выделенных регионов на основе

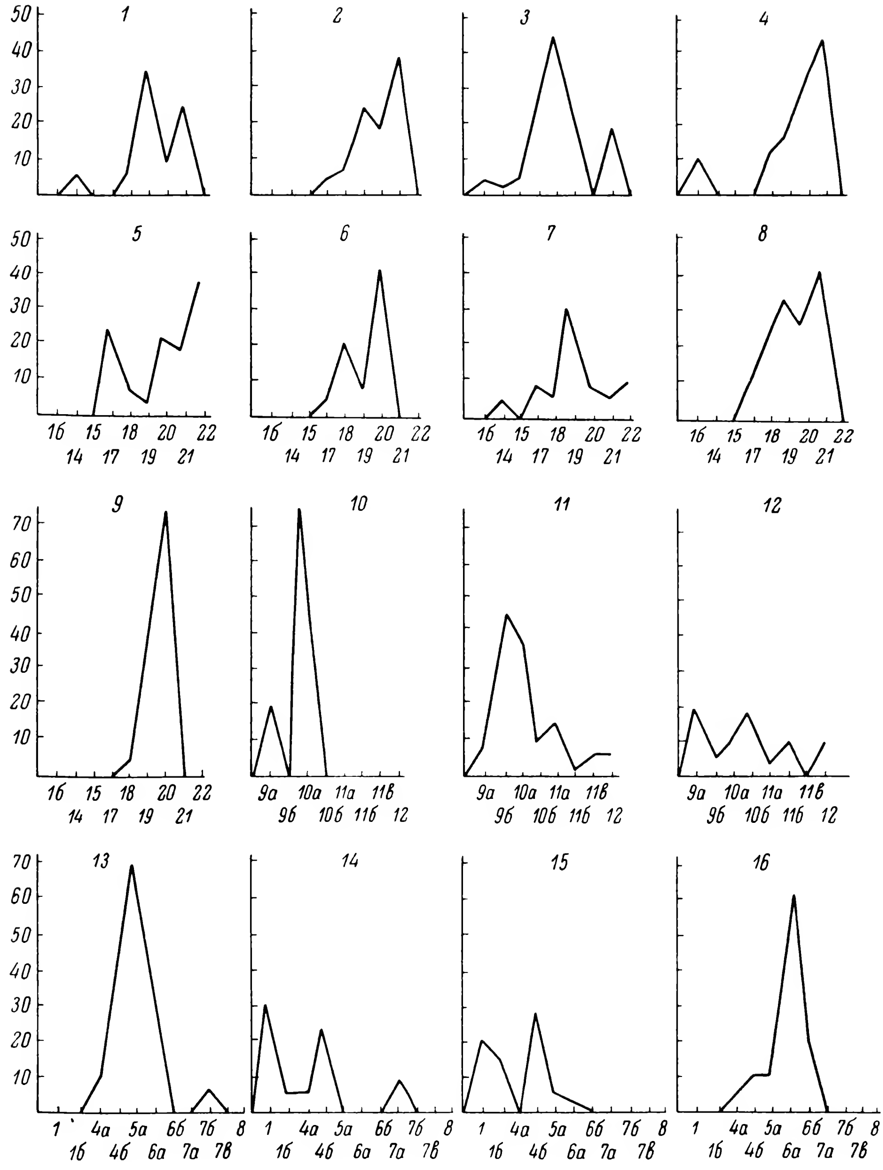


Рис. 7. Графики соотношения площадей геоботанических выделов в пределах районов.

*1, 2, 3. . .* — номера районов; *на оси абсцисс* — номера типов геоботанических выделов; *на оси ординат* — соотношения площадей, выраженные в процентах.

типологической карты, используя при этом полученные на ЭВМ графики соотношения площадей разных типов геоботанических выделов.

В настоящей статье мы не имеем возможности привести фрагмент геоботанической карты, по которому было произведено районирование территории. Поэтому при анализе конкретных регионов мы вынуждены ссылаться только на графики соотношения площадей растительных выделов (рис. 7 и 8), а также на легенду к карте, где раскрывается геоботаническое содержание всех картируемых единиц (см. легенду, стр. 1399).

Принятый масштаб геоботанической карты позволил выделить единицы двух основных таксономических рангов — округа и районы, а также ряд промежуточных таксонов — подрайоны и подокруга. Как уже было отмечено, алгоритм программы для анализа геоботанической карты с помощью ЭВМ строился с учетом принципов выделения региональных единиц растительности. В качестве аналитических критериев при выделении основ-

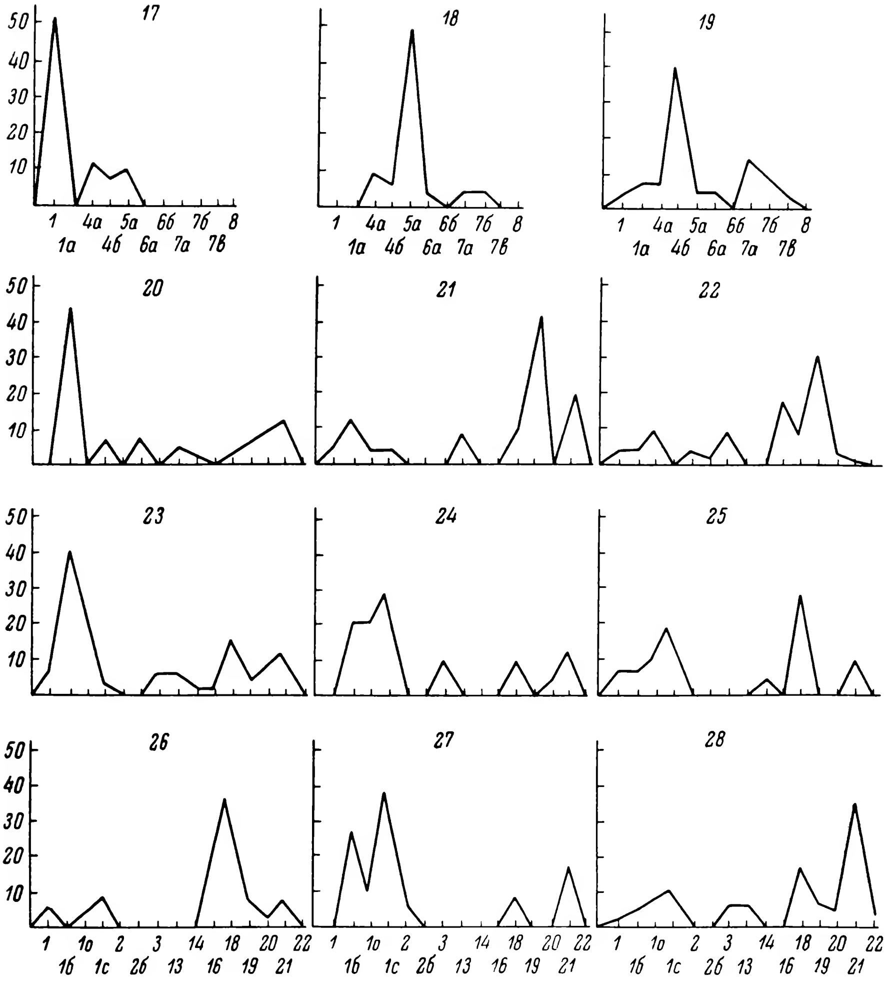


Рис. 7 (*продолжение*).

ных таксонов мы использовали указанные выше признаки качественного набора типов геоботанических выделов для округов и количественного соотношения их площадей — для районов. Здесь мы присоединяемся к мнению А. В. Куминовой (1967) о том, что округа должны отличаться качественным своеобразием, а районы — в основном количественными показателями.

С геоботанической точки зрения качественное своеобразие растительности округов должно раскрываться в их экологических спектрах (Ильина, 1974), состоящих из набора факторальных эколого-динамических рядов сообществ, принадлежащих одному эпитаксону (Сочава, 1972). В данном случае подобные экологические спектры строились нами в границах аналитически выделенных регионов на основе исследования их растительности по геоботанической карте.

Так, для Салым-Юганского геоботанического округа (см. схему, *IV*) был построен экологический спектр группы эпиассоциаций среднетаежных елово-кедровых с пихтой зеленомошных лесов (*1*).[6] Эти леса составляют коренное ядро автоморфно-плакорного ряда. Кроме них, в этом ряду присутствуют многочисленные производные — антропогенные темнохвойно-березовые (*1б*), осиновые (*1о*) и сосновые (*1с*) зеленомошные леса, распространенные на значительных площадях. Представители автоморфно-

---

[6] Номера в скобках указывают на соответствующий номер легенды геоботанической карты (см. ниже).

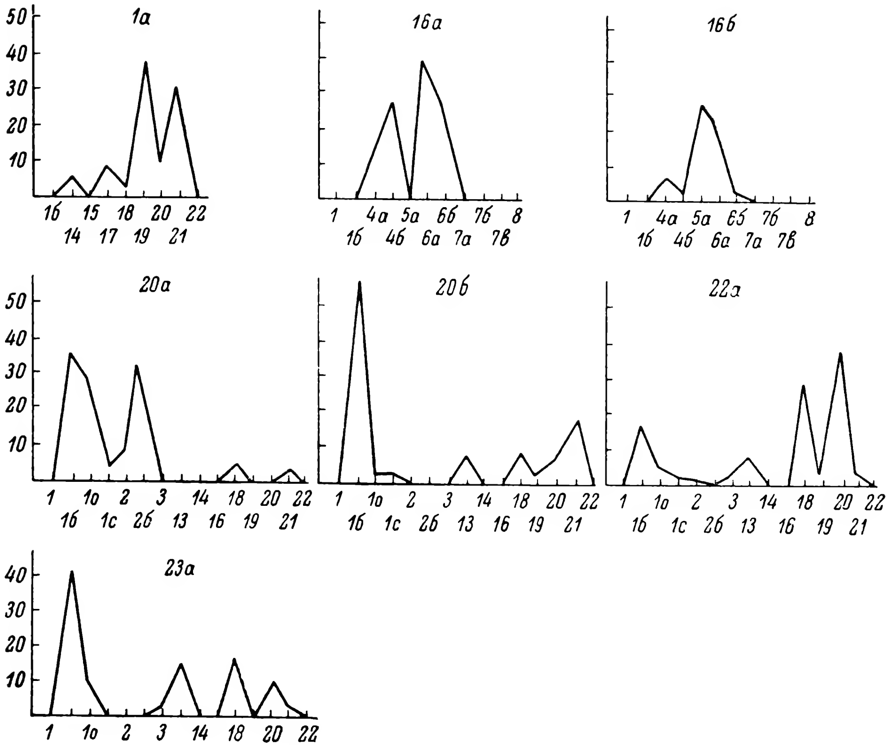


Рис. 8. Графики соотношения площадей геоботанических выделов в пределах подрайонов.

*1а, 16а, 16б. . .* — номера подрайонов. *На оси абсцисс* — номера типов геоботанических выделов, *на оси ординат* — их площадное соотношение, выраженное в процентах.

псаммофитного ряда — сосновые брусничные и лишайниковые леса (*17*) — занимают в округе ничтожно малые территории. Гораздо бóльшие площади приходятся на сообщества рядов заболачивания. Среди них широко представлены сосновые и кедровые кустарничково-сфагновые леса (*18*, *3*), кустарничково-сфагновые грядово-мочажинные (*20*) и озерково-грядово-мочажинные (*19*) болота.

На схеме геоботанического районирования показано четыре геоботанических округа: *I* — Кондинский, *II* — Нижнеиртышский, *III* — Среднеобский, *IV* — Салым-Юганский. Эти округа выделены на пороговом уровне связи (величин мер сходства) 0.30 и являются регионами наиболее высокого (второго) таксономического ранга.

Регионы I ранга, выделенные на уровне связи 0.75, мы трактуем как геоботанические районы. В составе растительности районов в разных количественных соотношениях встречаются все типы геоботанических выделов, свойственные округу. Обычно здесь преобладают один-два компонента из экологического спектра округа. Это хорошо прослеживается по графикам районов, составленным на ЭВМ (рис. 7). Вот, например, перечень районов Салым-Юганского округа (см. схему и рис. 7):

*20* — Прииртышский правобережный лесной с преобладанием производных темнохвойно-березовых зеленомошных и заболоченных сосновых долгомошно-сфагновых лесов.

*21* — Нижне-Салымский болотный с преобладанием озерково-грядово-мочажинных кустарничково-сфагновых и облесенных сосново-кустарничково-сфагновых болот.

*22* — Средне-Салымский лесо-болотный с преобладанием озерково-грядово-мочажинных кустарничково-сфагновых болот.

*23* — Нижне-Балыкский лесной, по составу растительности подобен Прииртышскому району (*20*). Имеет сходный график распределения площадей растительных сообществ.

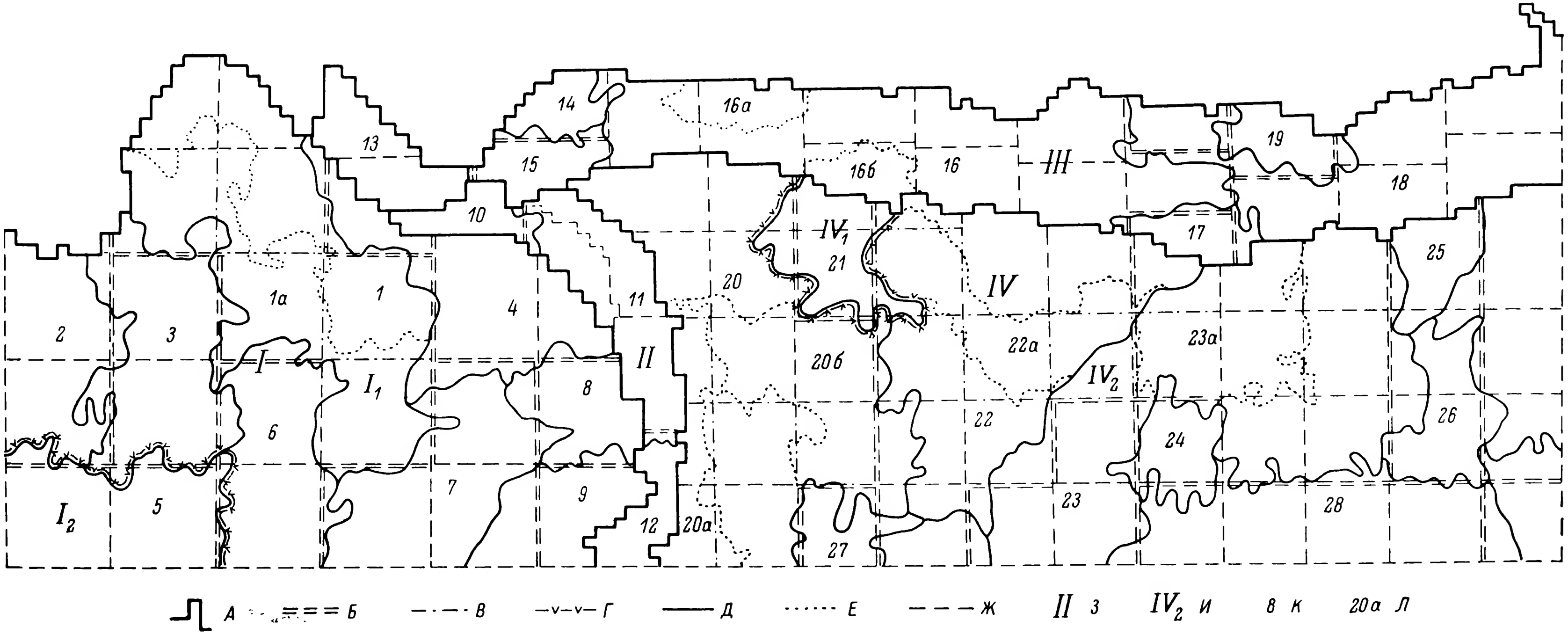


Схема геоботанического районирования, выполненная с помощью ЭВМ.

*А* — аналитические границы округов, *Б* — аналитические границы районов, *В* — аналитические границы подрайонов, *Г* — границы подокругов, *Д* — границы районов, *Е* — границы подрайонов, *Ж* — границы ПВ, *З* — номера округов, *И* — номера подокругов, *К* — номера районов, *Л* — номера подрайонов.

*24, 25* — Верхне-Балыкский и Нижне-Юганский лесные районы-аналоги с преобладанием производных сосновых и березовых лесов, со значительным участием сосновых заболоченных лесов и облесенных болот.

*26* — Верхне-Юганский болотно-лесной с преобладанием заболоченных сосновых долгомошных и кустарничково-сфагновых лесов.

В ряде районов округа выявлены подрайоны (на схеме районирования их границы показаны пунктиром). Они выделены на уровнях связи (мер сходства) 0.93 и геоботанически характеризуются более однородным по сравнению с районом составом и соотношением площадей геоботанических типов. По конфигурации графики районов и подрайонов сходны (рис. 7 и 8).

Выделение в процессе количественного анализа карты подрайонов, а также ядер районов и округов имеет большой геоботанический смысл. Эти наиболее гомогенные по составу и распределению площадей растительности региональные образования, как правило, соответствуют столь же гомогенному набору других физико-географических компонентов. Поэтому при анализе именно этих единиц лучше всего выявляются причины и факторы территориальной дифференциации растительного покрова в целом. Действительно, если сопоставить сетку геоботанических районов или округов с другими природными рубежами, показанными на региональных или типологических картах различных компонентов природы, то вследствие расплывчатости, постепенности большинства геоботанических границ связь региональных различий растительности с другими природными компонентами улавливается очень слабо. Если же произвести сравнение не целых регионов, а только их ядер или других наиболее гомогенных образований внутри них (подрайонов, подокругов), то такие связи выявляются гораздо яснее. Именно поэтому в пределах подрайонов, подокругов или ядер регионов соответствующего ранга следует в дальнейшем выявлять также количественные зависимости между растительностью и другими компонентами среды и тем самым устанавливать более объективные критерии выделения геоботанических регионов вообще.

Проанализируем далее характер границ установленных регионов. Как было сказано выше, автоматически на ЭВМ удалось провести границы только между округами. Эти границы на исследованном фрагменте карты являются наиболее резкими, так как проходят по четким естественным рубежам — между поймами крупных рек и их надпойменными террасами.

Границы районов и подрайонов в основном расплывчаты. Их проведение обосновывалось анализом графиков соотношения площадей типологических выделов растительности смежных регионов. О разной степени выраженности этих границ дают представление величины коэффициентов гетерогенности между соседними регионами. Чем эти коэффициенты больше, тем меньше различия между регионами и тем более расплывчаты их границы.

Очень важную геоботаническую информацию дают и показатели гомогенности, вычисленные для всех регионов. Они прежде всего указывают, в какой степени свойственны целым регионам выявленные для них геоботанические показатели — состав растительности, ее распределение по площади. Например, коэффициент гомогенности 0.80 означает, что с вероятностью, составляющей примерно 80%, на любой площадке, равной ПВ (взятой в границах данного региона), будет встречаться изображенный на графике набор типов геоботанических выделов в указанном соотношении площадей. Такие показатели чрезвычайно важны при хозяйственной оценке земель.

Сравнение величин гомогенности и гетерогенности в пределах регионов разных рангов дает представление о степени разнообразия их растительного покрова. Если, например, сравнить величины гомогенности и гетерогенности всех районов Салым-Юганского и Кондинского округов (*IV* и *I* на схеме), то можно видеть, что более однообразному по набору геоботанических типов Кондинскому округу соответствуют и бо́льшие величины гомогенитета (0.87) и гетерогенитета (0.49). Эти показатели для Салым-Юганского округа соответственно равны 0.82 и 0.40.

В данной работе мы интерпретировали лишь небольшую часть аналитических показателей, полученных в результате анализа фрагмента геоботанической карты с помощью ЭВМ. Несомненно, что подобный анализ карты, составленной для большей территории, позволит выявить много новых геоботанических связей и закономерностей. Задачей настоящей работы являлись изложение самого метода пространственного анализа типологической карты с помощью ЭВМ, проверка действенности алгоритмов программ, выявление путей и возможностей геоботанической интерпретации всех получаемых аналитических показателей.

## ЛЕГЕНДА К ФРАГМЕНТУ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ КАРТЫ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ

Обь-Иртышские среднетаежные формации. *Темнохвойные леса*: *1* — елово-кедровые и кедрово-еловые с пихтой (*Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*) мелкотравно-кустарничково-зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Majanthemum bifolium*) леса; *1б*[7] — елово-березовые (*Betula pendula*) с пихтой, кедром мелкотравно-зеленомошные леса; *1о* — березово-осиновые, осиновые (*Populus tremula*) мелкотравно-зеленомошные леса; *1с* — березово-сосновые (*Pinus sylvestris*) мелкотравно-бруснично-зеленомошные леса; *2* — пихтово-елово-кедровые (*Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*) зеленомошно-мелкотравные (*Dryopteris linnaeana*, *Trientalis europaea*, *Ptilium crista-castrensis*) и хвощево-зеленомошные (*Hylocomium splendens*, *Equisetum sylvaticum*) леса; *2б* — осиново-березовые (*Betula pendula*, *Populus tremula*) с елью, пихтой хвощево-зеленомошные леса; *3* — елово-кедровые и еловые (*Picea obovata*, *Pinus sibirica*) долгомошные и кустарничково-сфагновые (*Polytrichum commune*, *Sphagnum magellanicum*, *Ledum palustre*) леса. — *Лесо-луговая растительность пойм Оби и Иртыша.* Лугово-ивняково-мелколиственно-темнохвойная серия сообществ; *4а*[8] — ряд остроосоковых и канареечниково-осоковых (*Carex acuta*, *C. aquatilis*, *Typhoides arundinacea*) лугов и открытых группировок соровой растительности (*Eleocharis acicularis*, *Equisetum arvense*); *4б* — ряд осоково-канареечниковых и канареечниковых (*Typhoides arundinacea*, *Carex acuta*) лугов; *5а* — ряд осоково-вейниковых, канареечниково-вейниковых (*Calamagrostis purpurea*) и разнотравно-злаковых (*Typhoides arundinacea*, *Poa palustris*, *Lathyrus palustris*, *Lythrum salicaria*) лугов; *6а* — ряд ивняковокустарниковых (*Salix cinerea*, *S. viminalis*) сообществ, вейниковых (*Calamagrostis epigeios*) и канареечниковых лугов; *6б* — ряд ивняков паркового типа (*Salix alba*), ивняков кустарниковых (*S. viminalis*, *S. pentandra*) и злаково-разнотравных (*Lathyrus pratensis*, *Thalictrum simplex*, *Poa pratensis*) лугов; *7а* — ряд ивовых (*Salix viminalis*, *S. alba*) и березовых (*Betula pendula*) лесов; *7б* — ряд березовых и осиновых (*Populus tremula*) лесов и зарослей кустарников (*Padus racemosa*, *Thelycrania alba*, *Salix cinerea*, *Ribes nigrum*); *7в* — ряд смешанных хвойно-мелколиственных (*Betula pendula*, *Populus tremula*, *Abies sibirica*, *Picea obovata*) с густым подлеском (*Padus racemosa*, *Rosa acicularis*) лесов; *8* — пихтово-еловые и елово-пихтовые с кедром, березой, осиной травяные (*Aconitum excelsum*, *Geranium sylvaticum*) леса. — Лугово-ивняково-мелколиственная серия сообществ: *9а* — ряд осоковых и канареечниковых (*Carex acuta*, *Typhoides arundinacea*) лугов и тростниково-осоковых болот, *9б* — ряд вейниковых (*Calamagrostis purpurea*) и канареечниковых лугов, ивняков кустарниковых (*Salix rosmarinifolia*, *S. cinerea*) и ивняков «бамбукового типа» (*Salix viminalis*); *10а* — ряд ивняков паркового типа (*Salix alba*) и ивняков кустарниковых (*S. cinerea*); *11а* — ряд ивняков паркового типа (*Salix alba*), ивово-березовых и осиновых (*Betula pendula*, *Populus tremula*) лесов; *11б* — ряд ольхово-ивово-березовых, осиново-березовых (*Betula pendula*, *Salix alba*, *Alnus incana*) лесов и бобоворазнотравно-злаковых (*Agropyron repens*, *Vicia cracca*, *Trifolium medium*) лугов; *11в* — ряд осиновых, березовых и сосново-березовых (*Betula pendula*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*) с шиповником (*Rosa acicularis*) лесов; *12* — березовые и осиновые с примесью кедра, пихты и ели широкотравные (*Athyrium filix-femina*, *Aegopodium podagraria*) леса. — *Лугово-лесная растительность долин малых рек*: *13* — лугово-ивняково-березовая (*Betula pendula*, *Salix viminalis*, *Typhoides arundinacea*) серия сообществ; *14* — ивово-березово-осиновая (*Betula pendula*, *Populus tremula*, *Salix alba*) серия сообществ; *15* — ивово-березово-еловая и пихтовая (*Picea obovata*, *Abies sibirica*) серия сообществ; *16* — смешаннокустарниково-березово-сосновая (*Padus racemosa*, *Rosa acicularis*, *Salix viminalis*, *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*) серия сообществ. — *Светлохвойные леса*: *17* — сосновые (*Pinus sylvestris*) бруснично-зеленомошные и бруснично-лишайниковые (*Cladonia alpestris*, *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium vitis-idaea*) леса, местами в сочетании с озерково-грядово-мочажинными сфагновыми болотами; *18* — сосновые и кедрово-сосновые с березой (*Pinus sylvestris*, *P. sibirica*) долгомошно-сфагновые и кустарничково-сфагновые (*Sphagnum magellanicum*, *S. fuscum*, *Polytrichum commune*, *Ledum palustre*) леса в сочетании с сосново-сфагновыми олиготрофными болотами. — *Сфагновые олиготрофные болота*: *19* — озерково-грядово-мочажинные травяно-кустарничково-сфагновые (*Sphagnum fuscum*, *S. dusenii*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*) болота; *20* — грядово-мочажинные кустарничково-сфагновые (*Sphagnum fuscum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*) болота; *21* — сосново-кустарничково-сфагновые (*Sphagnum fuscum*, *Ledum palustre*, *Pinus sylvestris* — f. *litwinowii*, f. *uliginosa*) болота; *22* — сочетание озерково-грядово-мочажинных кустарничково-сфагновых болот и сосновых лишайниковых лесов.

---

[7] Цифрами с буквенными индексами показаны производные леса, возникшие на месте коренных, обозначенных только цифрами.

[8] В растительности пойм цифрами с буквенными индексами показаны различные стадии пойменных серий.

## ЛИТЕРАТУРА

Бунге В. (1967). Теоретическая география. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Дмитриев Е. А. (1965). К вопросу об определении доли различных площадей на почвенных и некоторых других картах. Почвоведение, 8. — Ивашутина А. И., В. А. Николаев. (1969). К анализу ландшафтной структуры физико-географических регионов. Вестн. МГУ, сер. географ., 4. — Ильина И. С. (1974). Геоботаническое районирование на основе структурно-динамического анализа растительности. Тез. докл. IV Всес. совещ. по классиф. растительности, Львов. — Исаченко А. Г. (1965). Основы ландшафтоведения и физико-географического районирования. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — Козлова Г. И. (1966). Некоторые методические вопросы геоботанического районирования территории. В кн.: Геоботаническое картографирование, 1966, Л. — Куминова А. В. (1967). Выступление на Первой межвузовской конференции по геоботаническому районированию. В кн.: Материалы межвузовской конференции по геоботаническому районированию СССР. М. — Преображенский В. С. (1966). Ландшафтные исследования. — Семкин Б. И. (1973). Дескриптивные множества и их приложения. В кн.: Исследование систем. 1. Анализ сложных систем. Владивосток. — Сочава В. Б. (1962). Вопросы картографирования в геоботанике. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.—Л. — Сочава В. Б. (1966). Районирование и картография растительности. В кн.: Геоботаническое картографирование, 1966, Л. — Сочава В. Б. (1972). Классификация растительности как иерархия динамических систем. В кн.: Геоботаническое картографирование, 1972, Л. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В кн.: Применение математических методов в биологии. Л.

Институт географии
Сибири и Дальнего Востока,
Иркутск.

Получено 3 XII 1974.

---

УДК 58.08 : 547.757 : 58

### Л. С. Гуревич, А. М. Беккер

# ПРИМЕНЕНИЕ НОВОЙ ФЛУОРИМЕТРИЧЕСКОЙ МЕТОДИКИ ДЛЯ КОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНДОЛИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ В РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЯХ

L. S. GUREVICH, A. M. BECKER. APPLICATION OF A NEW FLUORIMETRIC METHOD FOR QUANTITATIVE DETERMINATION OF INDOLYLACETIC ACID IN PLANT TISSUES

Содержание индолилуксусной кислоты определяли с помощью новой высокочувствительной и специфичной флуориметрической методики, основанной на реакции образования сильного флуорофора — метилпироноиндола — при взаимодействии ИУК с уксусным ангидридом в присутствии трифторуксусной кислоты. Чувствительность метода порядка 0.015 мкг/мл, что позволяет анализировать небольшие навески растительных тканей (до 0.1 г). Приводятся данные о содержании ИУК в проростках тыквы сорта Мозолеевская-10 2—7-дневного возраста и в двух штаммах культур тканей, полученных от корней женьшеня *Panax ginseng* С. А. Mey. и полисциаса *Polyscias filicifolia* Bailey.

Индолилуксусная кислота — важнейший гормон растений, поэтому разработка, освоение и применение эффективных методов ее количественного определения представляют собой весьма актуальную задачу.

В настоящее время для определения содержания ИУК наиболее широко применяются биотесты, так как проростки растений и их отдельные органы в большинстве случаев обладают высокой чувствительностью по отношению к ауксинам. Однако биотестирование — длительный и трудоемкий процесс, требующий высокой стандартности используемого растительного материала и факторостатных условий. Для подбора подходящего биотеста необходимы значительные затраты времени, кроме того, использование биотестов зачастую связано с длительным пребыванием экспериментатора в тяжелых условиях повышенной влажности и темноты (Leopold, 1955; Кефели, 1974). Основной недостаток биотестов — отсутствие специфической реакции на ИУК. Методом биотестирования можно определить лишь суммарную ауксиновую активность исследуемого образца, но не эффект, вызываемый непосредственно ИУК. Поэтому исследователи вынуждены испытывать один и тот же препарат параллельно с помощью по крайней мере двух биотестов. Кроме того, растительные экстракты перед биотестированием должны подвергаться хроматографической очистке, что требует значительных затрат времени и ведет к трудно учитываемым потерям.

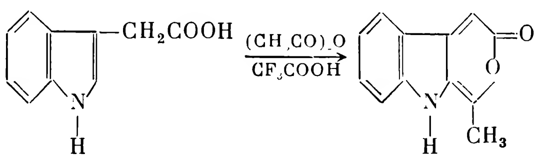
Перечисленные недостатки метода биотестирования вынуждают исследователей вести постоянные поиски иных, более специфических и менее трудоемких методик определения ИУК. Применяются в основном два физико-химических способа определения ИУК — колориметрический и флуориметрический.

Танг и Боннер (Tang, Bonner, 1947) использовали колориметрический метод определения ИУК, основанный на измерении интенсивности окраски комплексов, которые образуются из индолов при обработке экстрактов реактивом Сальковского. К сожалению, эта реакция не является достаточно специфической. Применялись также реактив Сальковского в модификации Гордона и Вебера и нитритный реактив, однако все эти реагенты недостаточно чувствительны и специфичны (см.: Stowe et al., 1956).

При применении колориметрических методик серьезную проблему представляет очистка экстрактов от липоидов, пигментов и веществ фенольного характера; все эти вещества мешают колориметрированию ИУК. Исследователи вынуждены были применять сложные и длительные процедуры очистки (Полевой, 1959). Кроме того, предел чувствительности колориметрических методик имеет порядок 4—5 мкг/мл. Опубликованная недавно методика Бруннера (Brunner, 1975) отличается предельной простотой, но пригодна лишь для грубых серийных определений.

На способности соединений индола флуоресцировать в УФ области спектра основана методика Ю. В. Ракитина и К. Л. Поволоцкой (1957), разработанная на основе метода Эберта (Ebert, 1955). Точность этой методики ±12—15%, минимально определяемое количество ИУК порядка 2 мкг/мл. Низкая чувствительность перечисленных методик (см. также: Юденфренд, 1965) во многих случаях является препятствием к их применению, так как требует значительных количеств растительного материала для анализа (50 г и более).

Новая флуориметрическая методика определения ИУК (Stoessl, Venis, 1970; Knegt, Bruinsma, 1973) основана на реакции взаимодействия ИУК с уксусным ангидридом в присутствии трифторуксусной кислоты (Pleninger et al., 1964)



В результате реакции образуется 1-метил-он-3-пирано[3,2-*d*]индол (МПИ), обладающий интенсивной флуоресценцией в УФ свете. Реакция протекает по механизму электрофильного замещения протона, присоединенного к атому углерода в положении 2 индольного кольца, обладающему повышенной электронной плотностью благодаря сопряжению с неподеленной электронной парой атома азота. Затем происходит замыкание пиронового цикла с использованием метиленовой и карбоксильной групп индолилуксусной кислоты.

Принципиальное отличие этой реакции от тех, которые применялись ранее для определения ИУК, состоит в том, что она основана не на свойствах индольного ядра, а на структурных особенностях молекулы ИУК — присутствии карбоксиметильной группы в положении 3 и протона в положении 2 индольного кольца. Остальные растительные индолы не обладают такими структурными особенностями и поэтому в условиях данной реакции не образуют соединений типа МПИ. Стоэссл и Венис проверили в этой реакции 16 индольных соединений, ни одно из них не мешало определению ИУК. Соединения неиндольной природы тем более не могут образовывать продукты реакции с подобными спектральными характеристиками (табл. 1, см. ниже).

Образующийся в результате реакции МПИ обладает чрезвычайно интенсивной флуоресценцией в УФ свете, что делает этот способ определения ИУК высокочувствительным.

Высокая специфичность и чувствительность метода позволили успешно применить его без сопутствующего биотестирования и хроматографирования для определения ИУК в очень небольших навесках растительных тканей (от 50 мг до 5 г). Процедура очистки растительного экстракта была значительно упрощена.

Кнегт и Бруинсма (Knegt, Bruinsma, 1973) модифицировали этот метод с целью определения абсолютных количеств ИУК в растительном материале, что было достигнуто введением радиоактивной метки для определения процента потерь в процессе обработки и применением «метода добавок» для учета гашения флуоресценции ИУК примесями, содержащимися в исследуемых образцах.

Этот метод с успехом был использован в ряде работ для определения ИУК в листьях табака, цветках и почках бегонии, в стручках и семенах *Cleona spinosa* (Knegt, Bruinsma, 1973), в проростках подсолнечника (Bruinsma, 1975), в гибридогенных опухолях на амфиплоидных проростках гибрида *Nicotiana glauca* × *N. langsdorffii* (Ames, 1974).

Перед нами стояла задача определить содержание ИУК в проростках различных видов растений 2—7-дневного возраста. Попытки использовать колориметрическую методику с реактивом Сальковского и флуориметрическую методику Ракитина и Поволоцкой оказались безуспешными ввиду низкой чувствительности этих методов. Для целей наших исследований метод Стоэссла и Вениса оказался наилучшим, так как применение его позволило определять ИУК в навесках растительного материала от 5 до 0.1 г.

Кроме того, с целью изучения возможностей данного метода он был применен для определения содержания ИУК в двух штаммах культур тканей женьшеня *Panax ginseng* C. A. Mey. и полисциаса *Polyscias filicifolia* Bailey.

Поскольку в большинстве исследований нет необходимости в определении абсолютных количеств ИУК, вполне достаточно иметь данные об ее относительном содержании в ряде сравниваемых образцов. Методика Стоэссла и Вениса была нами модифицирована и использована в данной работе.

## Методика и объекты исследования

Необходимое оборудование. Флуориметр БИАН-130 Ленинградского завода «Красногвардеец» с лампой СВД-120А и светофильтрами: первичным (436 ммк), пропускающим возбуждающее излучение, и вторичным (498 ммк, интерференционный), выделяющим излучение, соответствующее максимуму спектра флуоресценции метилпироноиндола. Кюветы объемом 5 мл.

Реактивы. Трифторуксусная кислота, перегнанная над концентрированной серной кислотой, т. кип. 72—74°. Уксусный ангидрид, перегнанный над безводным ацетатом натрия, т. кип. 139—140°. Индолил-3-уксусная кислота, трижды перекристаллизованная из смеси хлороформ—петролейный эфир, т. пл. 164°. Этиловый спирт, перегнанный над безводной окисью кальция. Диэтиловый эфир, освобожденный от перекисей настаиванием над закисным сернокислым железом, высушенный над прокаленным хлористым кальцием и перегнанный, т. кип. 34—35°. Используемые растворители перед употреблением проверены на отсутствие в них флуоресцирующих примесей.

Все операции по выделению и определению ИУК проводили на холоде (0—+5°). Во всех опытах использовали постоянный набор мерной посуды.

Растительный материал: а) Семена тыквы сорта Мозолеевская-10 проращивали в стерильных условиях в термостате при 24° в темноте на агар-агаровой среде. Для анализа использовали проростки 2—7-дневного возраста. Растительный материал охлаждали до 0°, высекали гипокотили и определяли в них содержание ИУК (в двух-четырех повторностях).

б) Два штамма культивируемых тканей, полученных от корней женьшеня обыкновенного и полисциаса папоротниколистного, выращивали на агаризованной питательной среде с добавлением НУК и кинетина при 27—28° в темноте в течение 45—60 суток. В процессе культивирования с интервалами в несколько дней брали навески сырой биомассы и исследовали в них содержание эндогенной ИУК.

Выражаем признательность Л. И. Слепян, любезно предоставившей для анализа образцы этих тканей.

Извлечение ИУК и очистка экстракта. Ткань фиксировали в фарфоровой ступке охлажденным до 0° этанолом, тщательно растирали, экстракт фильтровали в круглодонную колбу на 50—100 мл через фильтр Шотта (пористость 16), мезгу промывали 5—6 раз этанолом. Процедура извлечения ИУК занимает 15—20 мин. Объединенный спиртовый экстракт упаривали на вакуумном роторном испарителе при 30—40°. Остаток растворяли в 5—10 мл холодного насыщенного хлористого (или сернокислого) аммония, водонерастворимые примеси отделяли на фильтре Шотта (пористость 40) или через бумажный фильтр «желтая лента», осадок на фильтре промывали несколько раз раствором аммония. Объединенные фильтраты подкисляли 2н. серной кислотой до pH 2—3 и три раза экстрагировали эфиром. Флуориметрическая проверка показала, что этого количества экстракций достаточно для полного извлечения ИУК. Эфирные экстракты упаривали досуха на вакуумном роторном испарителе при 20—30°. Обработанные таким образом пробы можно хранить в течение нескольких дней.

Различные типы растительных тканей требуют индивидуального подхода при проведении очистки спиртового экстракта. Если проба содержит значительное количество примесей, мешающих определению ИУК (липиды, пигменты), рекомендуется применять несколько иную схему обработки. После экстракции ИУК и упаривания этанола следует добавить к остатку в колбе насыщенный раствор хлористого аммония, доведенный 1 н. едким натрием до pH 8—8.5, экстрагировать примеси 2—3 раза петролейным, а затем диэтиловым эфиром; водную фазу подкислить до pH 2—3 и экстрагировать ИУК эфиром. Можно применять повторную очистку, для чего переводят остаток после упаривания эфира в щелочной аммонийный раствор (pH 8.5), экстрагируют примеси петролейным и диэтиловым эфиром, водный раствор подкисляют и извлекают эфиром ИУК.

Если пробы содержат значительное количество неорганических солей на последнем этапе упаривания, рекомендуется перевести остаток в кислую воду (pH 2.5) и дважды экстрагировать ИУК эфиром.

Потери ИУК при данном способе очистки экстракта составляют около 9%, что было установлено при обработке навесок чистой ИУК в 1 и 10 мкг описанным образом.

Приведенная методика выделения ИУК вполне пригодна для получения точных результатов при последующем флуориметрическом анализе. Доказательством этого может служить следующий эксперимент. Две параллельные навески обрабатывали обычным способом, затем одну из них использовали для прямого флуориметрического определения ИУК, другую же подвергали количественной хроматографической очистке на силуфоле в системе растворителей хлороформ—ледяная уксусная кислота (95 : 5). Зону, содержащую ИУК ($R_f$ 0.33), сняли с пластинки и ИУК трижды экстрагировали этанолом, растворитель упаривали при пониженном давлении. Остаток использовали для флуориметрических измерений. Оба способа обработки дали практически одинаковые результаты (4.1 и 4.0 мкг/г сырого веса). Благодаря простоте очистки экстракта за один день удается обработать 4—6 параллельных проб.

Определению ИУК ранее применявшимися физико-химическими методами мешают некоторые классы природных соединений растительного происхождения, от которых не удается избавиться даже при весьма тщательной очистке экстракта. Поэтому ряд соединений, встречающихся в растительных экстрактах, был подвергнут экспериментальной флуориметрической проверке в стандартных условиях проведения реакции образования МПИ (см. раздел «Флуориметрическое определение ИУК»). Результаты, приведенные в табл. 1, свидетельствуют о том, что фенолы, флавоноиды и соединения других классов не мешают определению ИУК использованным в данной работе методом.

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность флуоресценции некоторых природных соединений в условиях проведения реакции образования метилпироноиндола

| Соединение | Количество вещества в пробе, мкг | Интенсивность флуоресценции, усл. ед. | |
|---|---|---|---|
| | | опытный раствор * | контрольный раствор |
| Пирокатехин | 1.25 | 3 | 2 |
| Резорцин | 1.25 | 1 | 1 |
| Хинная кислота | 1.25 | 3 | 1 |
| Сиреневая кислота | 1.25 | 2 | 2 |
| Коричная кислота | 1.25 | 3 | 2 |
| Феруловая кислота | 1.25 | 1 | 1 |
| Галловая кислота | 1.25 | 2 | 3 |
| Протекатеховая кислота | 1.25 | 2 | 2 |
| Хлорогеновая кислота | 1.25 | 2 | 1 |
| Катехин | 1.25 | 3 | 1 |
| Рутин | 1.25 | 5 | 3 |
| Гиббереллoвая кислота | 1.25 | 2 | 1 |
| Мезоинозит | 1.25 | 1 | 1 |
| Аденозин | 1.25 | 3 | 1 |
| Смесь: | | | |
| рутин | 25.00 | 3 | 7 |
| катехин | 25.00 | | |
| хлорогеновая кислота | 25.00 | | |
| Смесь: | | | |
| рутин | 175.00 | 20 | 15 |
| катехин | 175.00 | | |
| хлорогеновая кислота | 175.00 | | |
| Индолилуксусная кислота | 1.00 | 136 | 4 |

* Приготовление опытного и контрольного растворов описано в следующем разделе.

Флуориметрическое определение ИУК. Образующийся из ИУК при взаимодействии с уксусным ангидридом в присутствии трифторуксусной кислоты (ТФУ) метилпироноиндол обладает интенсивной флуоресценцией. Построены две калибровочные кривые по стандартным растворам ИУК в этаноле: первая — в интервале 1—10 мкг для ориентировочных определений содержания ИУК в образце (рис. 1), вторая — в интервале 0.1—2 мкг для точных определений содержания ИУК (рис. 2). Обе калибровочные кривые подчиняются уравнениям прямой пропорциональной зависимости между величиной сигнала флуоресценции и количеством ИУК. В зависимости от результатов ориентировочных определений содержания ИУК в образце остаток после упаривания растворяли в 5—25 мл этанола. Отобранные пипеткой аликвоты помещали в грушевидные колбы или пробирки на 5—10 мл, упаривали досуха (следы воды в пробе снижают выход флуоресценции) на вакуумном роторном испарителе и охлаждали до 0°. В каждую полученную таким образом пробу добавляли из микробюретки на 1 мл по 0.20 мл реакционной смеси, состоящей из равных частей предварительно охлажденных порознь ТФУ и уксусного ангидрида. Реакционные колбы выдерживали ровно 15 мин. в ледяной бане, затем реакция прерывалась добавлением

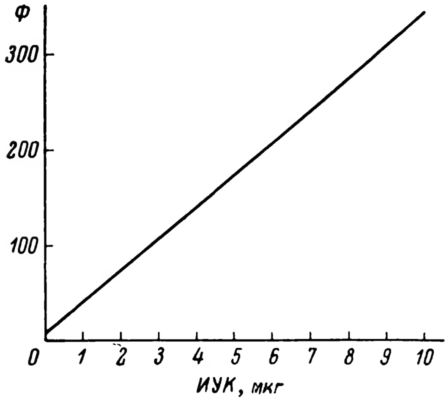


Рис. 1. Калибровочная кривая зависимости интенсивности флуоресценции при 498 ммк от содержания ИУК в пробе в интервале 0—10 мкг.

Уравнение калибровочной кривой:
$y=14.8+31.9x$,
где $y$ — интенсивность флуоресценции (усл. ед.), $x$ — ИУК (мкг в пробе).

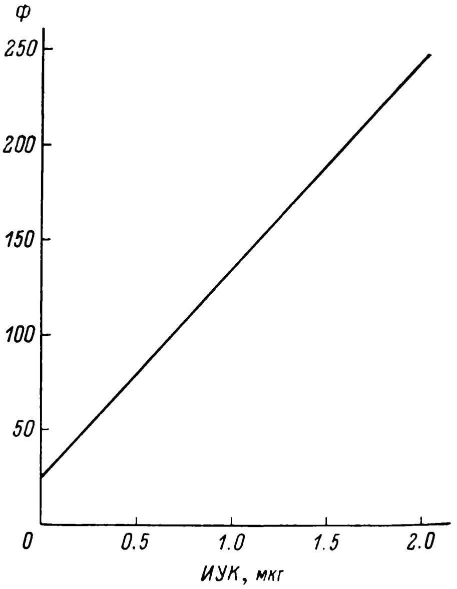


Рис. 2. Калибровочная кривая зависимости интенсивности флуоресценции при 498 ммк от содержания ИУК в пробе в интервале 0—2 мкг.

Уравнение калибровочной кривой:
$y=22.4+111.0x$,
где $y$ — интенсивность флуоресценции (усл. ед.), $x$ — ИУК (мкг в пробе).

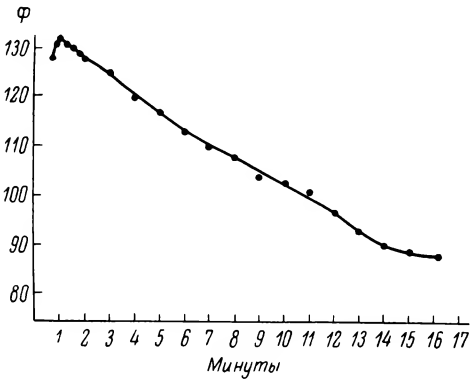


Рис. 3. Снижение во времени интенсивности флуоресценции (усл. ед.) образца, содержащего 1 мкг ИУК.

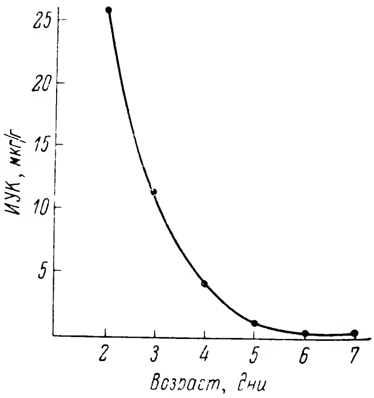


Рис. 4. Содержание ИУК (мкг/г сырого веса) в 2—7-дневных проростках тыквы сорта Мозолеевская-10.

7 мл ледяной дистиллированной воды и точно через 60 сек. производили измерение сигнала флуоресценции. Контролем служила аликвота, к которой вначале прибавляли воду, а через 15 мин. — реакционную смесь. Высокая степень стандартизации временны́х условий проведения реакции обусловлена тем, что МПИ нестабилен в сильнокислой среде и флуоресценция образца со временем падает. Это специфическое свойство производного ИУК может служить подтверждением того, что флуоресценция вызвана именно ИУК, а не какими-либо другими соединениями. На рис. 3 представлена кривая затухания сигнала флуоресценции, полученного от образца, содержащего 1 мкг чистого препарата ИУК. Аналогичные кривые с четким временны́м максимумом или плато получены и для других концентраций ИУК. Оптимальное время для снятия замеров с целью получения воспроизводимых результатов — 1 мин. после остановки реакции водой. Флуоресценция контрольного раствора остается в течение длительного времени постоянной.

По калибровочной кривой (рис. 2) находили количество ИУК в аликвоте и производили расчет ее содержания на 1 г сырого веса ткани $A$ по формуле

$$A = \frac{а \cdot к}{н},$$

где а — содержание ИУК в аликвоте (мкг), к — фактор разведения, н — навеска ткани (г).

Каждую обработанную пробу обычно делили на 2—6 аликвот, результаты флуоресцентных измерений усредняли, разброс от среднего значения колебался в пределах ±3—20%.

Поскольку культуры тканей женьшеня и полисциаса выращивают на среде, содержащей ауксин — $\alpha$-нафтилуксусную кислоту (АНУ), была проведена специальная проверка, показавшая, что АНУ не образует с реакционной смесью флуоресцирующего комплекса, мешающего определению ИУК, сигнал от 1 мкг АНУ находится на уровне фона.

## Результаты и обсуждение

Было поставлено несколько опытов по определению ИУК в проростках тыквы. Данные, приведенные на рис. 4, представляют собой усредненные результаты 3—4 опытов. Наиболее интенсивный рост наблюдается в первые 4 дня прорастания; в этот же период обнаружено резкое падение содержания свободной ИУК — приблизительно в 30 раз. В дальнейшем количество ИУК изменяется незначительно, что соответствует и более низким темпам развития проростков.

Результаты определения содержания эндогенной ИУК в культурах изолированных тканей женьшеня и полисциаса представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Содержание ИУК в культивируемых тканях *Panax ginseng* (I) и *Polyscias filicifolia* (II) (среднее из 2—4 определений)

| I | | II | |
|---|---|---|---|
| возраст ткани, сутки | ИУК, мкг/г сырого веса | возраст ткани, сутки | ИУК, мкг/г сырого веса |
| 6 | 0.4±0.1 | 1 | 1.20±0.05 |
| 10 | 1.00±0.05 | 10 | 1.45±0.17 |
| 15 | 1.20±0.10 | 12 | 1.5 ±0.1 |
| 23 | 0.46±0.01 | 15 | 0.82±0.06 |
| 26 | 0.50±0.03 | 22 | 0.45±0.11 |
| 29 | 0.45±0.02 | 30 | 0.30±0.06 |
| 45 | 0.45±0.05 | 41 | 0.19±0.02 |

Таким образом, с помощью специфического флуориметрического метода показано, что нормальные ткани обоих исследованных штаммов женьшеня и полисциаса содержат эндогенный ауксин — индолилуксусную кислоту. В первые две недели выращивания отмечен относительно высокий уровень ИУК, который впоследствии снижается в 2—3 раза и до конца пассажа остается приблизительно постоянным. Полученные данные по динамике ИУК согласуются с динамикой прироста биомассы исследованных штаммов культур тканей, в которых наиболее интенсивный рост наблюдается в период с 10 по 30 сутки культивирования (неопубликованные данные).

Следовательно, использованный метод также пригоден для определения содержания эндогенной ИУК в тканях, богатых растительными веществами вторичного происхождения.

В заключение следует отметить, что новый флуориметрический метод количественного определения ИУК, предложенный Стоэсслом и Венисом, а также Кнегтом и Бруинсмой и с некоторыми видоизменениями примененный нами, обладает следующими преимуществами: высокой чувствительностью (до 0.015 мкг/мл), высокой специфичностью (в реакцию вступает только ИУК), удовлетворительной воспроизводимостью (максимальный разброс измерений ±20%). Кроме того, процедура очистки растительного экстракта менее длительна и трудоемка, чем обычно применяемая для биотестирования. Это позволяет в течение одного рабочего дня полностью подготовить материал для флуориметрического анализа. Таким образом, предлагаемая методика очень удобна для серийных определений ИУК.

## ЛИТЕРАТУРА

Кефели В. И. (1974). Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М. — Полевой В. В. (1959). О химических методах определения ауксинов группы β-индолилуксусной кислоты. В кн.: Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений. Л. : 97—105. — Ракитин Ю. В.. К. Л. Поволоцкая. (1957). Флуориметрический метод определения гетероауксина в растениях. Физиол. раст., 4, 3 : 285—293. — Юденфренд С. (1965). Флуоресцентный анализ в биологии и медицине. «Мир», М. : 310. — Ames I. H. (1974). Endogenous levels of auxin and tumorigenesis in a *Nicotiana* amphiploid. Plant Physiol., 54, 6 : 953—955. — Bruinsma J. (1975). Hormonal regulation of phototropism. Тез. докл. XII МБК, Л., 2 : 282. — Brunner T. (1975). What can the «new method for the rapid determination of auxin contents» be used for? Acta Agronom. Acad. Sci. Hung., 24, 1—2 : 147—150. — Ebert V. A. (1955). Versuche über die quantitative Bestimmung der β-Indolylessigsäure (Heteroauxin) und ihre Lokalisierung im Gewebe der Pflanze. Phytopathol. Zeitschr., 24, 3 : 216—242. — Knegt E., J. Bruinsma. (1973). A rapid, sensitive and accurate determination of indolyl-3-acetic acid. Phytochemistry, 12, 4 : 753—756. — Leopold A. C. (1955). Auxins and plant growth. — Pleninger H., W. Müller, K. Weinerth. (1964). Indolo-α-pyrone und Indolo-α-pyridone. Chem. Ber., 97 : 667—681. — Stoessl A., M. A. Venis. (1970). Determination of submicrogram levels of indole-3-acetic acid: a new, highly specific method. Analyt. Biochem., 34 : 344—351. — Stowe B. B., K. V. Thimann, N. P. Kefford. (1956). Further studies of some plant indoles and auxins by paper chromatography. Plant Physiol., 31, 2 : 162—165. — Tang Y. W., J. Bonner. (1947). The enzymatic inactivation of indoleacetic acid. Arch. Biochem., 13, 1 : 11—25.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1976.

# НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582 : 582.662

В. П. Бочанцев

## НОВЫЙ РОД *CHENOLEOIDES* (ULBRICH) BOTSCH. *(CHENOPODIACEAE)*

V. P. BOTSCHANTZEV. NEW GENUS *CHENOLEOIDES* (ULBRICH) BOTSCH. (*CHENOPODIACEAE*)

Род *Chenolea* Hornstedt с единственным в то время видом *Ch. diffusa* Hornstedt был описан из Южной Африки в 1781 г.

В дальнейшем в род *Chenolea* Hornstedt включали довольно много видов, но впоследствии часть из них, а именно австралийские виды, вполне обоснованно была выделена в несколько особых родов, а некоторые виды из других районов земного шара были перенесены в другие давно известные роды.

В 1934 г. Ульбрих разделил оставшиеся в роде *Chenolea* Hornstedt виды на две секции: sect. *Euchenolea* Ulbrich с одним видом — *Ch. diffusa* Hornstedt, являющимся типом рода, и sect. *Chenoleoides* Ulbrich, к которой причислил два вида — *Ch. arabica* Boiss. и *Ch. lanata* (Masson) Moq. (=*Ch. tomentosa* (Lowe) Lowe). Недавно я описал из этой секции третий вид — *Ch. dinteri* Botsch. Однако входящие в секцию *Chenoleoides* Ulbrich виды отличаются от представителей другой секции рода *Chenolea* Hornstedt настолько существенными признаками (строение цветков, характер опушения и т. д.), что эти секции должны рассматриваться в качестве двух самостоятельных родов.

I. *Chenolea* Hornstedt, 1781, Dissert. Nov. Gen. Plant. 1 : 10, s. str.[1]. — *Chenolea* Thunb. sect. *Euchenolea* Ulbrich, 1934, in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl. $16^c$ : 529. — *Bassia* All. sect. *Chenolea* (Hornstedt) Maire et Weiller, 1962, in Maire, Fl. Afriq. Nord, 8 : 53, p. p. — Монотипный род.

1. *Chenolea diffusa* Hornstedt, 1781, Dissert. Nov. Gen. Plant. 1 : 10. — *Salsola sericea* Aiton, 1789, Hort. Kew. 1 : 317. — *S. diffusa* (Hornstedt) Thunb. 1794, Prodr. Plant. Cap. 1 : 48. — *S. canescens* Desf. 1804, Tabl. Bot. : 41. —*Kochia sericea* (Aiton) Schrad. 1809, Neues Journ. Bot. 3,3—4 : 87. — *Chenopodium sericeum* (Aiton) Spreng. 1824, Syst. Veget. 1 : 291. — *Echinopsilon sericeum* (Aiton) Moq. 1840, Chenop. monogr. enumer. : 89. — *E. diffusum* (Hornstedt) Moq. 1840, Chenop. monogr. enumer. : 96, in adnot.; ejusd. 1849, in DC. Prodr. 13, 2 : 137. — *Bassia diffusa* (Hornstedt) O. Kuntze, 1891, Revis. Gen. 2 : 546.

Синтип: Prope Cap, locis depressis, maritimis, in Saldanabay alibique, fl. C. P. Thunberg (UPS, Thunb. photo 6481, 6482).

Распространение: южная и юго-западная Африка.

II. **Chenoleoides (Ulbrich) Botsch.** comb. nov. — *Chenolea* Hornstedt sect. *Chenoleoides* Ulbrich, 1934, in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl. $16^c$ : 530, descr. german. — *Bassia* All. sect. *Chenolea* (Hornstedt) Maire et Weiller, 1962, in Maire, Fl. Afriq. Nord, 8 : 53, p. p. — *Chenolea* auct., non Hornstedt : Moq. 1840, Chenop. monogr. enumer. : 96; ejusd. 1849, in DC. Prodr. 13, 2 : 129.

---

[1] Принято считать, что род *Chenolea* и принадлежащий к этому роду вид — *Ch. diffusa* описал Тунберг (Thunberg). Однако цитируемое сочинение является диссертацией, защищенной Горнстедтом (Hornstedt) под руководством Тунберга, и нигде в диссертации не оговорено авторство Тунберга. Поэтому, вопреки традиции, следует признать Горнстедта автором, описавшим рассматриваемое растение.

Кустарники или полукустарники. Молодые ветви густо опушены оттопыренными, курчавыми, шероховатыми или зубчатыми волосками. Листья очередные, линейные или яйцевидные, сидячие, плоские с закругленной верхушкой, густо или рассеянно опушенные довольно длинными, прямыми, прижатыми, шероховатыми или зубчатыми волосками. Цветки очередные, сидячие, обоеполые и женские, одиночные, но чаще в клубочках по 2—8, каждый с прицветным листом, но без прицветничков. Околоцветник кувшинчатый, 5-зубчатый (зубцы равны примерно $^{1}/_{4}$ общей длины околоцветника), густо опушенный довольно длинными, прямыми, прижатыми, шероховатыми или зубчатыми волосками, при плодах остающийся пленчатым, без придатков и выростов. Тычинок у обоеполых цветков 5; подпестичного диска нет. Рыльц 2 (редко 3), линейных или узкоконических, со всех сторон ворсинчатых, сидящих на столбике. Семена горизонтальные или вертикальные; зародыш подковообразный.

Тип: *Chenoleoides arabica* (Boiss.) Botsch.

От рода *Chenolea* Hornstedt s. str. хорошо отличается обоеполыми и женскими цветками, обычно собранными в клубочки по 2—8 (реже одиночными); околоцветником, разделенным на $^{1}/_{4}$, при плодах пленчатым, без выростов; шероховатыми или зубчатыми волосками опушения всего растения; оттопыренным, курчавым опушением молодых веточек и тупыми листьями.

1. Кустарник. Стеблевые листья яйцевидные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3. *Ch. dinteri* (Botsch.) Botsch.
+ Полукустарники. Стеблевые листья линейные . . . . . . . . . 2
2. Семена вертикальные. Рыльца линейные, 0.1—0.2 мм толщины . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. *Ch. tomentosa* (Lowe) Botsch.
+ Семена горизонтальные. Рыльца узкоконические, 0.3—0.5 мм толщины . . . . . . . . . . . . . . . 1. *Ch. arabica* (Boiss.) Botsch.

1. **Chenoleoides arabica (Boiss.) Botsch.** comb. nov. — *Chenolea arabica* Boiss. 1853, Diagn. pl. orient. nov. 12 : 97. — *Bassia arabica* (Boiss.) Maire et Weiller, 1962, in Maire, Fl. Afriq. Nord, 8 : 54.

Лектотип: Arabia petraea, desertum Tich, III 1846, fl. E. Boissier (G, LE).

Распространение: Ливия, Египет, Палестина, Иордания, Сирия.

2. **Chenoleoides tomentosa (Lowe) Botsch.** comb. nov. — *Salsola lanata* Masson ex Link, 1825, in Buch, Physik. Beschr. Canarischen Ins. : 141, non Pall. (1773). — *Suaeda tomentosa* Lowe, 1838, Trans. Cambr. Philos. Soc. 6, 3 : 534; ejusd. 1851, Prim. Novit. Faunae Fl. Maderae Port. Santi : 534. — *Chenolea canariensis* Moq. 1840, Chenop. monogr. enumer. : 96. — *Ch. lanata* (Masson) Moq. 1849, in DC. Prodr. 13, 2 : 129. — *Ch. tomentosa* (Lowe) Lowe, 1868, Man. Fl. Madeira, 1 : V, in textu. — *Ch. tomentosa* (Lowe) Maire, 1941, in Emberg. et Maire, Catal. pl. Maroc, 4 : 973. — *Bassia tomentosa* (Lowe) Maire et Weiller, 1962, in Maire, Fl. Afriq. Nord, 8 : 53.

Лектотип: In collibus maritimis promontorii ponta Santo Lourenço dicti Maderae, fl. R. T. Lowe (BM, LE).

Распространение: О-ва Мадейра, Канарские, Марокко, Зап. Сахара, Мавритания.

3. **Chenoleoides dinteri (Botsch.) Botsch.** comb. nov. — *Chenolea dinteri* Botsch. 1973, Бот. журн. 58, 10 : 1463.

Тип: Südwestafrika. Buntfeldschuch auf einer Düne, 11 IX 1922, n° 3856, fl. et fr., K. Dinter (PRE).

Распространение: юго-западная Африка.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 II 1976.

## СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524.1 : 582.29 : 54=32 : 582.26

**А. П. Равинская, Е. А. Вайнштейн**

# ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКТОВ ИЗ ЛИШАЙНИКОВ И ЛИШАЙНИКОВЫХ КИСЛОТ НА ВОДОРОСЛИ

A. P. RAVINSKAYA, E. A. VAINSTEIN. THE INFLUENCE OF LICHEN EXTRACTS AND LICHEN ACIDS ON ALGAE

Исследовано действие водных экстрактов из лишайников *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina* и *Cetraria islandica* и чистых лишайниковых кислот — атранорина, усниновой и фумарпротоцетраровой кислот — на рост и развитие двух видов одноклеточных водорослей. Установлено, что свободноживущая водоросль *Chlorella vulgaris* более чувствительна к действию экстрактов и усниновой кислоты, чем симбиотическая водоросль *Trebouxia erici*.

Ингибирующее влияние экстрактов из лишайников на растительные организмы уже давно привлекает внимание исследователей, и в частности способствовало открытию антибиотических свойств некоторых лишайниковых кислот. Изучалось действие экстрактов из лишайников и отдельных лишайниковых кислот на рост и развитие высших растений (Follmann, 1965; Pyatt, 1967; Rondon, 1968, и др.) и на некоторые низшие растения. В то же время о действии их на водоросли известно очень немного. Согласно Перльману (Perlman, 1964), усниновая кислота в концентрации 100 мкг/мл ингибирует рост водорослей. По данным Шиммера и Лейнера (Schimmer, Lehner, 1973), рост *Chlamydomonas reinhardii* тормозится уже при концентрации 10 мкг/мл усниновой кислоты, а при 20—25 мкг/мл полностью приостанавливается. Путем селекции им удалось получить штамм, более устойчивый к усниновой кислоте, но эта устойчивость не наследовалась при половом размножении. Кинрейд и Ахмаджан (Kinraide, Ahmadjian, 1970) провели подробное исследование влияния усниновой кислоты (а также натриевой соли и биосинтетического предшественника этой кислоты) на физиологию двух штаммов лишайниковых водорослей *Trebouxia*. Один штамм *Trebouxia* был выделен из лишайника *Cladonia boryi* Tuck., содержащего усниновую кислоту, другой — из *Acarospora fuscata* (Schad.) Arnold, не образующей усниновой кислоты. Они показали, что водные растворы уснината натрия и *D*,*L*-усниновой кислоты в концентрациях порядка 100 мкг/мл подавляли рост и фотосинтез водорослей, вызывали неподвижность зооспор и увеличивали проницаемость клеток, но не влияли на образование пигментов у испытанных штаммов. При этом у штамма *Trebouxia* из лишайника, не содержащего усниновой кислоты, дыхание подавлялось, а у штамма из лишайника, содержащего эту кислоту, — стимулировалось. Предшественник усниновой кислоты — метилфлороацетофенон в такой же концентрации — стимулировал рост обоих штаммов, угнетение отмечалось лишь при очень высоких концентрациях.

Задачей данного исследования было изучение воздействия водных вытяжек из лишайников, а также чистых лишайниковых кислот на два вида одноклеточных зеленых водорослей.

## Материал и методика

Объектами исследования были *Trebouxia erici* Ahmadjian (штамм Ахмаджана) — фикобионт лишайника *Cladonia cristatella* Tuck., типовая культура из *C. cristatella* № 912 коллекции университета штата Индиана (США) и *Chlorella vulgaris* Beijer., (штамм Бейеринка) № 211-IIb из коллекции Кембриджа (Великобритания). Водоросли выращивались на световой установке при температуре 20—22° и освещенности 3000 лк на миксотрофной среде: *Trebouxia* на среде Болда с глюкозой (20 г/л) (Ahmadjian, 1967) и *Chlorella* — на среде БИНИИ с глюкозой (20 г/л) (Андреева, 1967). Опыты проводили в трехкратной повторности, о росте водорослей судили по накоплению сухой биомассы и по числу клеток в 1 мл суспензии. Подсчет клеток проводили в камере Горяева на 7-й, 14-й и 21-й день в четырехкратной повторности. Размеры клеток определяли с помощью окуляр-микрометра и результаты измерений обрабатывали статистически (уровень значимости $p = 0.01$, число измерений $n = 50$). При сравнении средних размеров клеток разница между ними считалась достоверной при нормированном отклонении $t \geqslant 3$.

Чистые лишайниковые кислоты получали по методу Азахины и Шибаты (Asahina, Shibata, 1954). Усниновую кислоту мы выделяли из лишайника *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal., атранорин — из *Evernia prunastri* (L.) Ach. и фумарпротоцетраровую кислоту — из *Cetraria islandica* (L.) Ach.

Для получения водных вытяжек были использованы следующие виды лишайников, собранные в Ленинградской области: *Cladonia rangiferina* (L.) Web., *C. alpestris* (L.) Rabenh. и *Cetraria islandica* (L.) Ach. Приготовление водных вытяжек из лишайников и количественная характеристика состава лишайниковых кислот в вытяжках проводились так, как было описано нами ранее (Вайнштейн, Толпышева, 1975). В опытах с вытяжками из лишайников их использовали как основу для приготовления питательных сред, добавляя соответствующее количество солей и глюкозу. Усниновую кислоту и атранорин растворяли в хлороформе, а фумарпротоцетраровую кислоту — в 80%-м водном ацетоне и готовили 0.1%-е исходные растворы. Перед началом опыта в каждую колбу вводили соответствующее количество исходных растворов с тем, чтобы конечная концентрация их составляла 1, 20 или 100 мкг/мл. После испарения растворителей в колбы наливали питательные среды и автоклавировали их. Контролем служили культуры водорослей, растущие на питательных средах без добавления вытяжек или кислот. Дыхание водорослей определяли манометрическим методом, поглощение кислорода выражали в мкл $O_2$/час/мг сухой биомассы.

## Результаты и обсуждение

### Действие водных вытяжек из лишайников на водоросли

Водные вытяжки из трех испытанных нами видов лишайников — *Cladonia rangiferina*, *C. alpestris* и *Cetraria islandica* — тормозили деление клеток водорослей; особенно чувствительной была *Chlorella* (табл. 1). У *Trebouxia* частичное подавление деления отмечалось главным образом в начале опыта, затем численность клеток восстанавливалась до уровня контроля, а в варианте с вытяжкой из *Cladonia alpestris* даже значительно превышала контроль. К концу опыта почти во всех вариантах у обоих видов наблюдалось снижение числа клеток, возможно, вследствие отмирания части водорослей.

Заметное влияние оказывают лишайниковые вытяжки и на размер клеток водорослей, диаметр которых увеличивается в среднем почти в 1.5 раза (рис. 1). В контроле основная масса клеток *Trebouxia* не превышает в диаметре 7 мкм; при выращивании их на вытяжках из лишай-

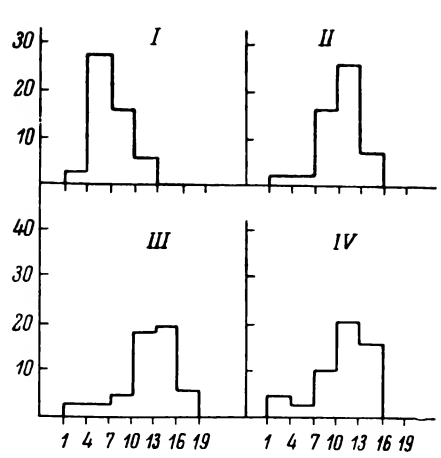


Рис. 1. Действие вытяжек из лишайников на распределение клеток *Trebouxia erici* по размерам.

*I* — контроль (среда без вытяжек), вытяжки из лишайников: *II* — *Cladonia rangiferina*, *III* — *C. alpestris*, *IV* — *Cetraria islandica*; *по оси ординат* — число клеток, *по оси абсцисс* — диаметр клеток, мкм.

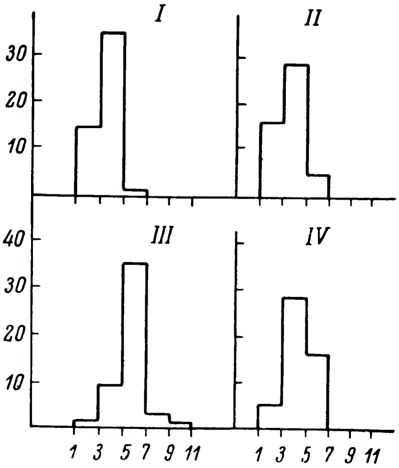


Рис. 2. Действие вытяжек из лишайников на распределение клеток *Chlorella vulgaris* по размерам.

*I* — контроль (среда без вытяжек), вытяжки из лишайников: *II* — *Cladonia rangiferina*, *III* — *C. alpestris*, *IV* — *Cetraria islandica*; *по оси ординат* — число клеток, *по оси абсцисс* — диаметр клеток, мкм.

ников (как это видно из гистограммы) происходит увеличение их среднего диаметра. При этом более 60% клеток достигает размера 13—16 мкм, а на вытяжке из лишайника *Cladonia alpestris* обнаружены клетки размером до 19 мкм и более. Подобное явление отмечено и у *Chlorella* (рис. 2). Большинство клеток этой водоросли в контроле имеет размер 3—5 мкм, в разных же вариантах опыта при резком подавлении деления происходит увеличение их размеров и возрастает доля клеток, имеющих диаметр 5—7 мкм. На вытяжке из *Cladonia alpestris*, как и в случае с *Trebouxia erici*, найдены очень крупные клетки — 9—11 мкм в диаметре.

Появление крупных клеток под влиянием лишайниковых экстрактов может быть объяснено различными причинами. Имеется много данных о значительной изменчивости величины клеток протококковых водорослей в зависимости от условий культивирования — концентрации солей в питательных растворах, температуры, наличия глюкозы (Андреева,

ТАБЛИЦА 1

Влияние вытяжек из лишайников на число клеток водорослей

| Варианты | Число клеток водорослей | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | на 7-й день | | на 14-й день | | на 21-й день | |
| | млн/мл | % | млн/мл | % | млн/мл | % |
| | *Trebouxia erici* | | | | | |
| Контроль | 17.7 | 100 | 16.2 | 100 | 17.5 | 100 |
| Вытяжки из: | | | | | | |
| *Cladonia rangiferina* | 13.0 | 76 | 15.7 | 97 | 13.6 | 77 |
| *C. alpestris* | 13.0 | 76 | 29.0 | 180 | 24.7 | 140 |
| *Cetraria islandica* | 10.0 | 58 | 17.2 | 106 | 12.3 | 70 |
| | *Chlorella vulgaris* | | | | | |
| Контроль | 52.6 | 100 | 625.0 | 100 | 845.0 | 100 |
| Вытяжки из: | | | | | | |
| *Cladonia rangiferina* | 15.0 | 26 | 20.6 | 3 | 29.6 | 4 |
| *C. alpestris* | 12.3 | 24 | 18.1 | 3 | 21.2 | 2 |
| *Cetraria islandica* | 13.0 | 25 | 22.2 | 4 | 22.7 | 3 |

1967). Образование крупных клеток во всех этих случаях вызывалось торможением или прекращением клеточного деления. В наших опытах увеличение размеров клеток также обычно было связано с подавлением деления клеток и уменьшением доли мелких клеток. Однако у *Trebouxia erici* под действием вытяжки из *Cladonia alpestris* отмечается увеличение размеров клеток одновременно с возрастанием их численности.

## Действие чистых лишайниковых кислот на водоросли

Представляло интерес сравнить влияние водных вытяжек из лишайников и отдельных лишайниковых кислот, поскольку именно эти соединения рассматривают как действующее начало лишайников. Как показали наши анализы, в водные экстракты переходят все лишайниковые кислоты, имеющиеся в данном лишайнике, но в концентрациях примерно на два порядка ниже (Вайнштейн, Толпышева, 1975). В табл. 2 представлены данные о действии трех лишайниковых кислот (усниновой, фумарпротоцетраровой и атранорина) на рост и дыхание симбиотической водоросли *Trebouxia erici*. Эти кислоты содержатся в тех видах лишайников, из которых мы получали водные вытяжки для проведения описанных выше опытов. Так, усниновая кислота содержится в лишайнике *Cladonia alpestris*, фумарпротоцетраровая — в *C. rangiferina* и *Cetraria islandica*, атранорин — в *Cladonia rangiferina*.

Как видно из данных табл. 2, слабые концентрации (1 мкг/мл) почти не влияли на рост водорослей или незначительно стимулировали его. Интенсивность дыхания при этом снижалась в той или иной степени во всех вариантах опыта (за исключением варианта с фумарпротоцетраровой кислотой). Высокие концентрации лишайниковых кислот (100 мкг/мл) сильно тормозили рост водорослей, особенно в первые две недели. Наиболее заметно проявилось действие фумарпротоцетраровой кислоты. Несмотря на то что к концу опыта накопление сухой биомассы почти достигало уровня контроля, состояние водорослей было явно угнетенным, наблюдались агрегация клеток, выпадение хлопьев. В вариантах с усниновой кислотой и атранорином, так же как с вытяжками из лишайников, проявилась тенденция к укрупнению клеток, хотя и не столь резко выраженная. Фумарпротоцетраровая кислота, напротив, вызывала преобладание мелких клеток.

Снижение интенсивности дыхания при одновременной стимуляции накопления биомассы при слабых концентрациях лишайниковых кислот может быть связано с отмеченным укрупнением клеток. В этих вариан-

ТАБЛИЦА 2

Накопление сухой биомассы и интенсивность дыхания (мкл $O_2$/час/мг сухой биомассы) водоросли *Trebouxia erici* на средах с лишайниковыми кислотами

| Варианты | На 14-й день | | | На 21-й день | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | биомасса, мг/мл | поглощение $O_2$ | | биомасса, мг/мл | поглощение $O_2$ | |
| | | мкл | % | | мкл | % |
| Контроль | 1.01 | 23±0 | 100 | 1.14 | 79±2.5 | 100 |
| Атранорин | | | | | | |
| 1 мкг/мл | 1.27 | 17±0.1 | 77 | 1.24 | 44±1.1 | 57 |
| 100 мкг/мл | 0.69 | 24±0.1 | 107 | 1.38 | 93±0 | 118 |
| Усниновая кислота | | | | | | |
| 1 мкг/мл | 0.93 | 20±0.1 | 89 | 1.21 | 57±0 | 73 |
| 100 мкг/мл | 0.68 | 16±0.6 | 71 | 0.84 | 82±2.3 | 102 |
| Фумарпротоцетраровая кислота | | | | | | |
| 1 мкг/мл | 1.00 | 16±0.2 | 71 | 1.14 | 160±22 | 205 |
| 100 мкг/мл | 0.34 | 35±0.8 | 154 | 0.91 | 114±15 | 145 |

тах увеличивается доля зрелых клеток, дыхание которых, по-видимому, менее интенсивно, чем у молодых растущих клеток. Косвенным подтверждением этого может служить вариант с высокой концентрацией фумарпротоцетраровой кислоты, где в отличие от других вариантов наблюдались одновременно преобладание мелких молодых клеток и резкая стимуляция дыхания. Вместе с тем активацию дыхания в данном случае можно рассматривать как реакцию водорослей на воздействие повреждающих факторов, так как в варианте с фумарпротоцетраровой кислотой, как указывалось выше, состояние водорослей было угнетенным даже при ее низкой концентрации, когда прирост биомассы находился на уровне контроля.

По мнению Гриффитса (Griffiths, 1963), возникновение крупных клеток при наличии в среде глюкозы в конечном счете вызывается подавлением (при гетеротрофном питании) фотосинтеза, который является основным поставщиком ряда соединений, необходимых для образования ДНК и клеточного деления. Торможение клеточного деления при этом не препятствует росту клеток, которые значительно увеличиваются в размерах в основном за счет накопления углеводов. Возможно, что лишайниковые кислоты оказывают аналогичное действие, поскольку показано, например, что усниновая кислота подавляет фотосинтез лишайниковых водорослей (Kinraide, Ahmadjian, 1970), нарушает метаболизм нуклеиновых кислот (Brachet, 1952) и блокирует синтез некоторых белков (Brock, 1963) у микроорганизмов. Наличием лишайниковых кислот, в особенности усниновой кислоты, по-видимому, объясняется значительное увеличение размеров клеток водорослей при их культивировании на вытяжках из лишайников.

Сопоставление результатов опытов с чистыми лишайниковыми кислотами и с вытяжками из лишайников наводит на мысль, что за ингибирующее действие экстрактов из *Cetraria islandica* и *Cladonia rangiferina* на деление клеток *Trebouxia* ответственна именно фумарпротоцетраровая кислота. Оба вида лишайников содержат эту кислоту, которая в заметных количествах переходит и в водные вытяжки, так как из всех лишайниковых кислот она обладает наиболее высокой растворимостью в воде (4.8 мг%). Стимулирующее же влияние водного экстракта из лишайника *Cladonia alpestris*, содержащего усниновую кислоту, связано, вероятно, с адаптацией к этому соединению использованного в наших опытах штамма *Trebouxia erici*, выделенного из уснинсодержащего лишайника. Вместе с тем из-за крайне низкой растворимости усниновой кислоты в воде (1 мг%) содержание ее в водных вытяжках находится в пределах стимулирующих количеств.

Результаты опытов с *Chlorella* приведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Накопление сухой биомассы и интенсивность дыхания (мкл $O_2$/час/мг сухой биомассы) *Chlorella vulgaris* на средах с лишайниковыми кислотами

| Варианты | На 7-й день | | | На 14-й день | | | На 21-й день | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | биомасса, мг/мл | поглощение $O_2$ | | биомасса, мг/мл | поглощение $O_2$ | | биомасса, мг/мл | поглощение $O_2$ | |
| | | мкл | % | | мкл | % | | мкл | % |
| Контроль | 0.76 | 26±0.7 | 100 | 2.69 | 18±0.1 | 100 | 2.80 | 7±0.2 | 100 |
| Атранорин | | | | | | | | | |
| 1 мкг/мл | 1.20 | 17±0.5 | 67 | 3.50 | 12±0.1 | 67 | 3.26 | 7±0.5 | 95 |
| 20 мкг/мл | 0.70 | 35±0.8 | 131 | 3.40 | 16±0.2 | 91 | 3.44 | 8±0 | 111 |
| Усниновая кислота | | | | | | | | | |
| 1 мкг/мл | 0.94 | 10±0.2 | 39 | 3.14 | 19±0.1 | 107 | 3.48 | 4±0.7 | 61 |
| 20 мкг/мл | 0.22 | 29±0 | 110 | 0.19 | 1±0.4 | 6 | 0.59 | 2±0.6 | 26 |
| Фумарпротоцетраровая кислота | | | | | | | | | |
| 1 мкг/мл | 0.86 | 37±0.6 | 139 | 3.30 | 10±0.1 | 56 | 3.08 | 3±0.6 | 42 |
| 20 мкг/мл | 1.11 | 15±0.2 | 58 | 3.25 | 4±1.2 | 24 | 3.10 | 0.5±0 | 6 |

В данной серии опытов испытывались более низкие концентрации кислот (20 мкг/мл), так как предварительные исследования показали, что эта водоросль полностью погибает уже при концентрации усниновой кислоты 50 мкг/мл. Оказалось, однако, что обе испытанные концентрации (1 и 20 мкг/мл) для фумарпротоцетраровой кислоты и атранорина являются стимулирующими — рост водорослей был заметно выше, чем в контроле. Следует отметить, что к концу опыта происходили снижение скорости накопления биомассы водорослей во всех вариантах и резкое падение интенсивности дыхания как в контроле, так и в опыте, причем в варианте с фумарпротоцетраровой кислотой это наблюдалось уже на 14-й день. Низкие концентрации усниновой кислоты оказывают стимулирующее действие на рост *Chlorella*, но более высокие концентрации (20 мкг/мл) почти полностью тормозят его.

Высокая чувствительность *Chlorella* к усниновой кислоте вполне согласуется с ингибирующим эффектом вытяжки из лишайника *Cladonia alpestris*, который содержит эту кислоту. Экстракты из двух других видов лишайников также резко тормозили рост *Chlorella*, хотя содержащиеся в них лишайниковые кислоты — атранорин и фумарпротоцетраровая кислота — в испытанных нами концентрациях не обладали ингибирующим действием. В данном случае тормозящее действие вытяжек из лишайников может быть обусловлено комплексным действием нескольких содержащихся в них лишайниковых кислот или же наличием других, пока еще не выявленных соединений.

Ингибирующее действие лишайниковых экстрактов связано, возможно, с их способностью увеличивать проницаемость клеточных мембран, что было продемонстрировано Фольманом и Виллагран (Follmann, Villagran, 1965) на примере водоросли *Spirogyra juergensii* Kuetz. Интересна наблюдающаяся у обоих видов водорослей отрицательная корреляция между приростом биомассы и интенсивностью дыхания при высоких концентрациях лишайниковых кислот, когда угнетение роста сопровождается более или менее выраженной стимуляцией дыхания. Такое усиление дыхания можно рассматривать как реакцию организма на неблагоприятные факторы, каковыми в данном случае являются лишайниковые кислоты. Наблюдающиеся изменения в дыхании, вероятно, являются отражением фундаментальных нарушений в клетках, которые в первую очередь затрагивают процессы деления. Кроме того, повышение проницаемости клеточных мембран, вызываемое, как было отмечено выше, лишайниковыми экстрактами и кислотами, может увеличивать доступность экзогенной глюкозы. Усиленное поступление глюкозы в свою очередь также может быть одной из причин стимуляции дыхания в опытных вариантах.

В целом, как и следовало ожидать, *Trebouxia* оказалась гораздо устойчивее к действию лишайниковых экстрактов и к усниновой кислоте, чем свободноживущая *Chlorella*. Это вполне объяснимо, так как водоросль из уснинсодержащего лишайника внутри слоевища контактирует с усниновой кислотой или с другими лишайниковыми кислотами, локализующимися вблизи водорослевого слоя. В ходе эволюции у таких водорослей, по-видимому, возникла определенная адаптация к подобным воздействиям.

Возможно, что наличие лишайниковых кислот имеет биологический смысл в условиях лишайникового симбиоза, поскольку не исключено, что эти соединения регулируют скорость деления клеток водорослей внутри таллома и таким образом способствуют поддержанию определенного равновесия между симбионтами.

## ЛИТЕРАТУРА

Андреева В. М. (1967). Об изменчивости систематических признаков зеленых одноклеточных водорослей в условиях культуры. II. Зависимость размеров клеток *Chlorella vulgaris* от типа питания. Бот. ж., 52, 7. — Вайнштейн Е. А., Т. Ю. Толпышева. (1975). О влиянии экстрактов из лишайников на высшие растения. Бот. ж., 60, 7. — Ahmadjian V. (1967). A guide to the algae occuring as lichen symbionts. Phycologia, 6, 2—3. — Asahina J., S. Shibata.

(1954). The chemistry of lichen substances. — Brachet J. (1952). Quelques effets des inhibiteurs des phosphorylations oxydatives sur des fragments nucleés et énucleés d'organismes unicellulaires. Experientia, 8, 9. — Brock T. (1963). Effect of antibiotics and inhibitors on protein synthesis. J. Bacteriology, 85, 5. — Follmann G. (1965). Flechtenstoffe und Stecklingsbewurzelung. Naturwissenschaften, 52, 10. — Follmann G., V. Villagrán. (1965). Flechtenstoffe und Zellpermeabilität. Zeitschr. Naturforsch., 20b, 7. — Griffiths D. (1963). The effect of glucose on cell division in *Chlorella vulgaris* Beijerinck. Ann. Bot., 27, 107. — Kinraide W. V. Ahmadjian. (1970). The effects of usnic acid on the physiology of two cultured species of the lichen alga *Trebouxia* Puym. Lichenologist, 4. 3. — Perlman D. (1964). Antibiotic inhibition of algal growth. Antimicrobial Agents in Chemotherapy: 114—119. — Pyatt F. (1967). The inhibitory influence of *Peltigera canina* on the germination of graminaceous seeds and the subsequent growth of the seedlings. Bryologist, 70, 3. — Rondon Y. (1968). Action sur la germination de l'extrait du lichen *Parmelia furfuracea* (L.) Ach., var. *olivetorina* (Zopf) Zahlbr. Bull. Soc. Bot. Françe, 115, 3—6. — Schimmer O., H. Lehner. (1973). Untersuchungen zur Wirkung von Usninsäure auf die Grünalge *Chlamydomonas reinhardii*. Arch. Mikrobiol., 93, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 XII 1975.

---

*УДК 577.95+577.73 : 581.553 : 582.998 (571.642)*

## Н. Н. Качура

# ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНЫЕ ГРУППЫ БЕЛОКОПЫТНИКА *PETASITES AMPLUS* KIT. *(COMPOSITAE)* НА САХАЛИНЕ

## N. N. KACHURA. THE ONTOGENESIS AND AGE GROUPS OF BUTTER-BUR *PETASITES AMPLUS* KIT. (*COMPOSITAE*) ON SAKHALIN

*Petasites amplus* Kit. относится к полурозеточным растениям с полициклическими монокарпическими побегами. В начале 1-го года жизни — это одноосное стержнекорневое растение, к концу вегетации корневая система становится стержнекистевой, а после отмирания стержневого корня — мочковатой. В генеративном периоде развития белокопытник — длиннокорневищное растение. Первое звено корневища эпигеогенное, последующие звенья — гипогеогенные. Нарастание оси 1-го порядка и корневища у растений семенного происхождения обычно является моноподиальным в течение 4 лет. После плодоношения, на 4-й год, надземная часть оси 1-го порядка отмирает и функция возобновления переходит к боковым побегам — нарастание становится симподиальным. Моноподиальный рост побегов характерен для белокопытника и в сенильном периоде развития.

Формирование генеративных органов меристемой верхушечной почки побегов приурочено к летне-осеннему периоду, цветение, созревание и рассеивание семян — к весеннему. Белокопытник активно размножается семенами и вегетативным путем.

*Petasites amplus* Kit. — представитель своеобразных высокотравных сообществ Сахалина и островов Курильской гряды. Он растет группами и небольшими зарослями; занимает нижние, с более богатой почвой, наиболее влажные места на северных склонах гор, а также лощины и впадины на их южных склонах. Максимального развития достигает по поймам рек, песчано-галечным речным косам и террасам. Обычен по берегам горных ручьев и у ручейков по дну оврагов. Встречается на лугах и вдоль придорожных насыпей.

Белокопытник широкий представляет большой интерес как по своей биологии, так и в хозяйственном отношении. Он содержит много лекарственных веществ и используется как кормовое растение. Замечено, что он хорошо поедается домашними животными в свежем и особенно в силосованном виде. Питательная ценность его определеяется большим содержанием белков, а также кальция (0.25—0.40% на сырой вес), что очень важно при кормлении домашних животных (Бутырина, Голяркин, 1951; Черняева, 1958).

Сведений по биологии белокопытника широкого еще мало (Сандина, 1966; Черняева, 1971). В связи с этим мы поставили задачу выяснить

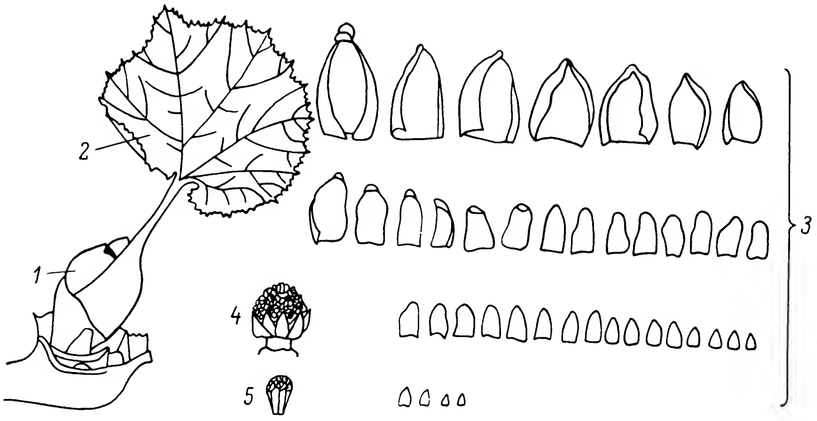


Рис. 1. Формирование генеративных органов в верхушечной почке побега *Petasites amplus*.

*1* — верхушечная почка, *2* — оставшийся недоразвитым лист вегетативного побега, *3* — чешуи и зачатки листьев генеративного побега, *4* — зачаток соцветия, *5* — зачаток цветочной корзинки.

его биоморфологические особенности в естественных условиях произрастания.

Исследования проводились на западном берегу Сахалина, в районе г. Холмска, в узкой, хорошо прогреваемой долине р. Холмки, с двух сторон ограниченной грядой увалов.

С середины апреля по третью декаду сентября мы изучали динамику роста листьев и побегов возобновления, фенологические фазы, структуру надземных и подземных побегов разновозрастных особей. Проанализировано около 500 парциальных кустов белокопытника широкого разных возрастных групп и из разных мест обитания.

Вегетация у белокопытника широкого на Сахалине начинается сразу же после схода снежного покрова (в среднем 23 IV), а иногда генеративный побег пробивается сквозь снег уже 10—15 IV. Все метамеры этого побега формируются в верхушечной почке летом предшествующего года и к третьей декаде августа уже хорошо просматриваются невооруженным глазом. К концу сентября верхушечные почки имеют размеры до 4 см в длину и 2.5 см в диаметре (соцветия достигают размеров 1.8×1.8 см). Генеративный побег в почке представлен зачатком стебля с очень укороченными междоузлиями, плотным кольцом бледно-зеленых стеблевых листьев и соцветием, которое состоит из зачатков цветочных корзинок, тесно прижатых одна к другой (рис. 1). Укороченный генеративный побег несет 37—49 зачаточных листьев (в том числе 4—5 чешуй), соцветие содержит 39—52 зачатка цветочных корзинок. Цветки в соцветии уже полностью сформированы. В дальнейшем происходит только увеличение размеров метамеров побега, и весной, после схода снега, сразу же начинается цветение. Цветет белокопытник около месяца. Непродолжительно и время рассеивания семян. Оно происходит в третьей декаде мая, сразу же после созревания семян, и заканчивается (через 8—10 дней) в последних числах этого месяца, после чего генеративный побег отмирает.

Семянка белокопытника коричневого цвета, длиной 0.3—0.4 см. Нижняя часть, из которой выходит зародышевый корешок, несколько вытянута, а верхняя сужена и затем воронкообразно расширяется. Воронкообразный конец семянки обрамлен белыми волосками длиной до 0.08 см (рис. 2, *1*, *2*).

Прорастание семян надземное, дружное. Оно наступает через 5—6 дней после их рассеивания и происходит главным образом на сырых и хорошо освещенных местах. В начале появляется зародышевый корешок, который вскоре изгибается и уходит в почву, затем дня через 2—3 — семядоли. Зародышевый корешок бесцветный, с конусовидным окончанием и хорошо заметной границей перехода к гипокотилю (небольшое утолщение). Гипоко-

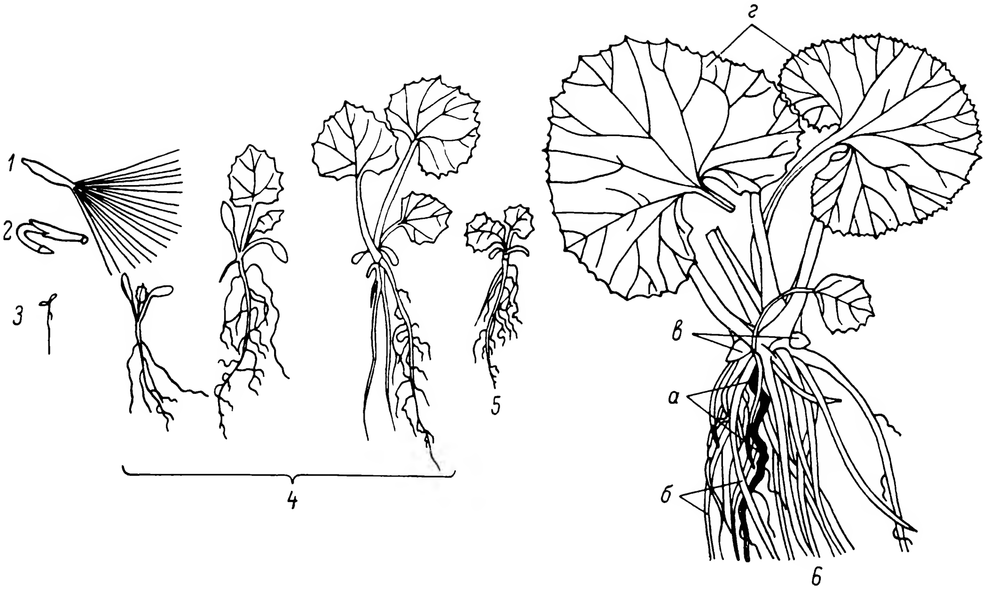


Рис. 2. Проростки и ювенильные растения *Petasites amplus* (1-й год жизни).

*1* — семянка (×3); *2* — появление зародышевого корешка; *3—5* — проростки в сырой пойме (*4*) в сухом местообитании (*5*); *6* — ювенильное растение (*а* — стержневой корень, *б* — придаточные корни, *в* — почки возобновления, *г* — листья).

тиль бледно-зеленого цвета. 0.2—0.3 см длиной. Пластинки семядолей имеют форму вытянутого овала, мясистые, без опушения (рис. 2, *3*). Длина их в начале роста не превышает 0.2—0.4, длина черешка — 0.1—0.2 см. Стержневой корень к концу первой декады июня проникает в почву на 1.5—2 см. На границе корня и гипокотиля появляется первый придаточный корень длиной 0.1—0.15 см. Гипокотиль, черешок и края семядолей фиолетовые, так как содержат антоциан.

1-й настоящий лист развертывается в начале второй декады июня. Стержневой корень с появлением 1-го листа начинает ветвиться (рис. 2, *4*). С развертыванием 2-го листа (21—26 VI) проявляется контрактильность придаточного корня, который втягивает основание стержневого корня и стебля в почву. Гипокотиль изгибается (рис. 2, *4*). Таким образом, первое звено будущего корневища белокопытника широкого эпигеогенное. Оно состоит из первых междоузлий оси 1-го порядка и гипокотиля. К середине июля развертываются 3—4 листа. Листья образуют розетку вследствие недоразвития эпикотиля и очень укороченных междоузлий побега. Семядоли еще сохраняются. Заметно утолщается первое звено корневища. Оно уже несет функцию отложения запасных веществ. Число придаточных корней увеличивается до четырех. Общая высота растений 5—7 см. В это же время высота проростков белокопытника, обитающих под пологом материнских растений высокотравного сообщества, в условиях затенения и недостаточного водоснабжения не превышает 1.5 см. Корневая система у них представлена только стержневым и одним придаточным корнями (рис. 2, *5*).

У большинства проростков в первой декаде августа отмирают семядоли. Диаметр первого звена вертикального корневища увеличивается до 0.7—0.8 см. На нем имеется до 10—11 придаточных корней. Всего к середине августа развертывается до 6—7 листьев, включая 2—3 отмерших. В пазухах нижних листьев появляются почки длиной 0.2—0.4 см. Нижние междоузлия утолщаются до 1.3 см. Количество придаточных корней продолжает увеличиваться, они уже появляются и на междоузлиях. Растения достигают высоты 9—14 см. Всего за вегетационный период 1-го года жизни у ювенильных растений развертывается 6—8 листьев. У первых листьев еще недостаточно выражены характерные черты вида. Некоторые листья вытянуты в длину или в ширину и только иногда 3-й, а чаще 5-й, а также последующие листья приобретают отчетливые признаки вида — копытообразную форму (рис. 2, *б*). Хорошо выражено жилкование, особенно с морфологически нижней стороны листа. Морфологически верхняя сторона пластинки листа имеет более темный цвет, а нижняя сторона из-за плотного войлочного опушения — почти белая. Несколько меньше опушены черешки листьев. С внутренней стороны они желобчатые, с наружной — выпуклые, к основанию значительно расширяются и наполовину охватывают черешки более молодых листьев. На черешках ювенильных растений еще отсутствует ребристость, которая характерна для растений старшего возраста. Диаметр укороченного стебля у основания черешков листьев 2—2.5 см.

Корневая система к концу вегетации 1-го года жизни становится стержнекистевой; она состоит из стержневого корня и небольшого числа придаточных корней. Стержневой корень можно узнать только по его изогнутости, иногда по более темному цвету и большей ветвистости. В узлах первого звена корневища наиболее развитых ювенильных растений хорошо заметны почки возобновления, особенно в 4—5-м узлах (длина их 0.4—1.3 см). Несколько меньше размеры почек в пазухах зеленых листьев побега (0.1—0.3 см). Верхушечная почка побега содержит от 3 до 5 зачаточных листьев, и, кроме того, на конусе нарастания имеются валики.

Наибольшее число всходов и ювенильных растений белокопытника в районе исследований встречалось на открытом влажном песчано-галечном берегу р. Холмки. Растения, которые росли по берегу и особенно по речным косам, были более мощными, чем на склонах сопок и оврагов; эти различия определялись, очевидно, разной влажностью субстрата. Эта разница особенно четко проявлялась в засушливые годы (летом 1974 г.).

В начале вегетации у основания нового прироста побегов двухгодичных растений (прирост побега 1-го года трансформируется в корневище) хорошо заметны чешуи (1—3), которые прикрывают верхушечную почку в зимний период. Выше развивается лист переходного типа. Его черешок сильно расширен и напоминает чешую. Листовая пластинка не имеет характерной для вида копытообразной формы и по размерам сильно уступает пластинкам следующих листьев. Наличие переходного листа характерно и для взрослых растений. Затем развертываются настоящие листья; к середине июля число их увеличивается до 6—7. Верхушечная почка побега двулетних растений прикрыта расширенными влагалищами полуразвитых (4—5) верхушечных листьев. Осенью верхушечные почки двулетних растений содержат 4 зачаточных листа, не считая зачатков листьев на конусе нарастания. У большинства изученных растений на 2-м году жизни происходит моноподиальное нарастание вертикальной оси побега 1-го порядка и, следовательно, вертикальный рост первичного корневища. Исключение составляли особи, у которых повреждена верхушечная почка, что приводит к боковому ветвлению и к смене моноподиального нарастания симподиальным.

На 2-м и 3-м годах жизни происходят такие же процессы развития; надо полагать, что указанное число листьев постоянно для растений белокопытника любого возраста, кроме сенильного.

На оси побега, которая постепенно втягивается в почву вследствие контрактильности придаточных корней, и на растущем корневище остаются листовые рубцы, по которым можно определить возраст ювенильных растений. Длина и диаметр годичных приростов вертикального первичного корневища, число узлов и длина междоузлий сильно варьируют в зависимости от возраста и места произрастания растений. На протяжении корневища довольно легко установить границу между годичными приростами. По нашим данным, годичные приросты корневища у растений 1-го года жизни имеют следующие размеры: длина 0.4—2.7, диаметр 0.1—0.8 см; у растений 2-го года жизни соответственно 0.2—2 и 0.2—2.5 см. Встречаются особи, у которых годичные приросты корневища 1-го и 2-го лет имеют длину 3—4 см, а число узлов колеблется от 8 до 19. В узлах корне-

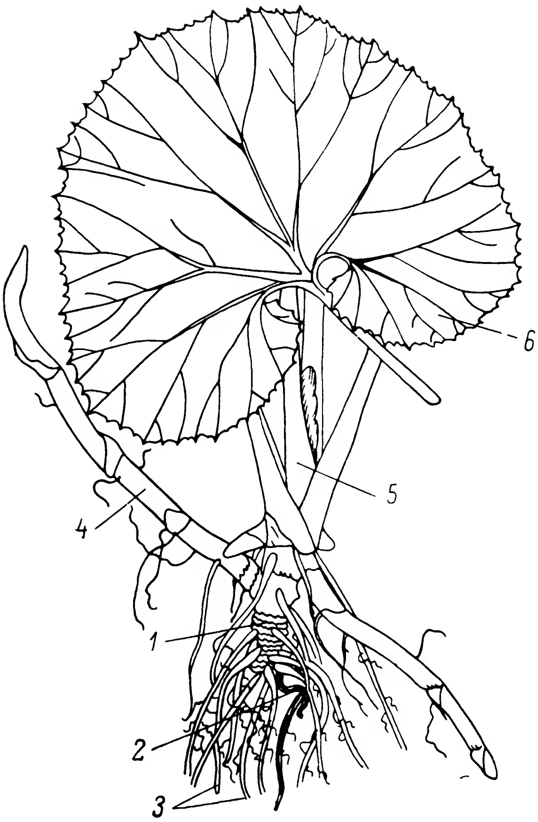


Рис. 3. Трехлетнее растение *Petasites amplus* семенного происхождения.

1 — корневище, 2 — остатки стержневого корня, 3 — придаточные корни, 4 — подземный плагиотропный побег возобновления, 5 — вегетативный побег, 6 — лист.

вищ находятся почки возобновления; их нельзя рассмотреть невооруженным глазом. Почки возобновления иногда развиваются в плагиотропные побеги на приросте корневища 2-го года жизни и значительно реже — на приросте 1-го года. Эти побеги чаще всего остаются подземными. Иногда развертывание листьев происходит, видимо, под действием света на близко расположенные к поверхности земли верхушечные почки плагиотропных побегов. Развертывание листьев возможно и при повреждении верхушечной почки оси 1-го порядка, а также при ее угнетенном состоянии.

Ювенильные растения на 2-м году жизни часто сохраняют стержневой корень (его длина 5—13 см). У наиболее развитых растений этого возраста имеется до 19—22 придаточных корней. Контрактильность их очень велика, они изгибают подземную часть побега и стержневой корень до такой степени, что последние иногда принимают горизонтальное положение. Придаточные корни вырастают в любом месте на подземной части побега, а также в пазухах нижних листьев и выше пазушных почек. Число их к концу вегетации может достигать 40.

Ось 1-го порядка трехлетних растений белокопытника в оптимальных условиях продолжает нарастать моноподиально. Верхушечная почка побега еще остается вегетативной, и только в конце вегетации 3-го года ее меристема формирует генеративные органы. Часто верхушечные почки побегов 1-го, а иногда также 2-го, 3-го и более высших порядков перестают функционировать, не сформировав генеративного побега. Тогда генеративными становятся побеги следующих порядков.

В конце вегетации трехлетнее растение имеет розетку из 2—6 зеленых листьев с черешком длиной 17—57 см, с листовыми пластинками длиной 12—22 и шириной 23—42 см. Диаметр побега в месте перехода к его подземной части 2.5—3 см. Длина вертикального первичного корневища может колебаться от 0.7 до 9, диаметр — от 0.4 до 3 см, число узлов 32—35. В каждом узле корневища и в пазухах листьев расположены почки возобновления. Они находятся в состоянии покоя или развиваются в подземные плагиотропные побеги длиной 7—15 см, часто прорывая листовые влагалища (рис. 3). Иногда верхушечные почки этих побегов формируют 1—2 листа. Чаще они остаются подземными и только на 2-й год жизни образуют розетку листьев.

К концу вегетации 3-го года жизни стержневой корень отмирает, иногда остается только часть его, которая имеет длину 0.8—2 см. Придаточные корни длиной 30—40 см расположены по всей длине подземной части побега. В начале вегетации их может быть 2—18, в конце ее—27—81.

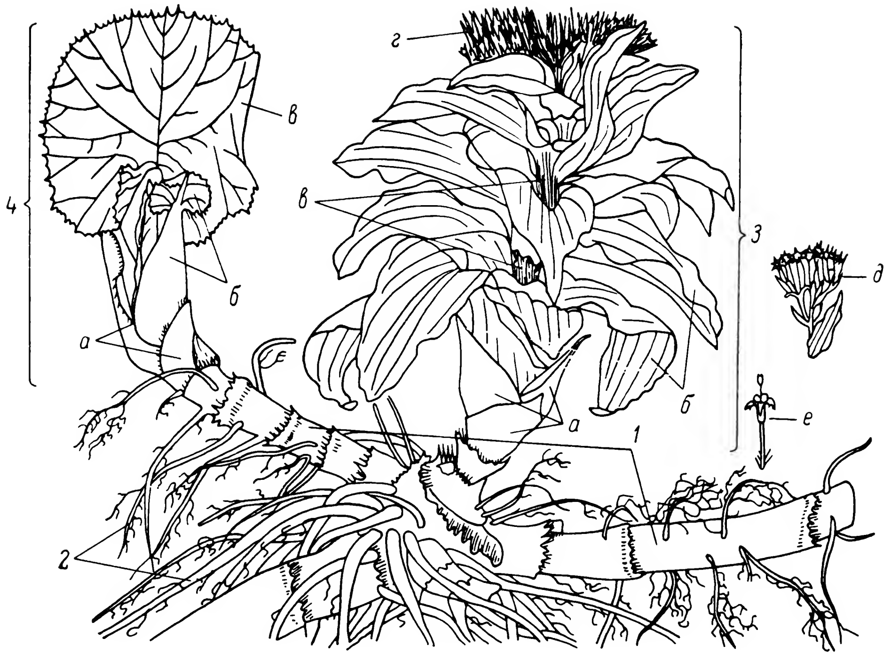


Рис. 4. Генеративная особь *Petasites amplus* в начале вегетации.

*1* — годичные приросты корневища; *2* — придаточные корни; *3* — генеративный побег (*а* — чешуи, *б* — листья, *в* — стебель, *г* — соцветие, *д* — цветочные корзинки, *е* — цветок); *4* — вегетативный побег (*а* — чешуи, *б* — лист переходного типа, *в* — настоящий лист).

Надземная часть генеративной особи представлена одним генеративным побегом (если растение не ветвится) или генеративными побегами, число которых равно числу ветвей особи, и вегетативными побегами с небольшим (4—7) числом листьев, собранных в розетку.

У основания генеративного побега находятся 4—5 чешуй (длиной 3—4 см), которые в зимний период плотно прикрывают сформированный в почке генеративный побег. Основания чешуй широкие, они охватывают почти полностью основание следующей чешуи или листа. Первые листья на генеративном побеге широкоовальные, они наполовину охватывают его у основания; выше по стеблю они становятся у́же. Верхние листья продолговато-овальные, а прицветники ланцетные (рис. 4). Часто на концах первых 6—7 листьев генеративного побега можно обнаружить зачатки листовой пластинки, напоминающие пластинки листьев вегетативного побега. У 8—10 листьев они уже едва заметны. Можно предположить, что листья генеративного побега — это видоизмененные черешки, которые в процессе эволюции превратились в листья, а пластинки листьев редуцировались. Длина и ширина нижних листьев соответственно 6.3 и 5, средних — до 10.4 и 4.3, верхних — 6—1.5 и 1.8 см. Чешуи и первые листья содержат много антоциана и окрашены в фиолетовый цвет. Во второй-третьей декадах апреля длина генеративного побега не превышает 15—18 см, число видимых узлов — 13. К середине мая длина его увеличивается до 70, диаметр у основания — 2.2 см, число узлов более 35. Прирост побега в длину заканчивается с окончанием цветения, которое отмечено в конце мая или в первой декаде июня. Длина его к этому времени на сырых участках 35—172, на сухих — 21—60 см.

Генеративный побег ортотропный, одноосный, полый и заканчивается щитковидным соцветием, которое состоит из верхушечной цветочной корзинки и большого числа боковых. Длина осей соцветия ко времени созревания семян значительно увеличивается (что, вероятно, способствует лучшему рассеиванию их ветром), и соцветие приобретает метельчатую форму. Цветочные корзинки конической формы, по 2—3 на одной короткой оси соцветия. К верхушке генеративного побега число корзинок на боковых осях уменьшается до одной, редко их две. В соцветии насчитывается до 80 цветочных корзинок и до 24—44 цветков в корзинках. Сначала зацветают цветки в корзинках, расположенных в центре соцветия; в самих же корзинках распускание цветков происходит от периферии к центру.

Отмирание генеративного побега начинается в конце апреля с пожелтения чешуй и первых листьев; оно заканчивается 10—15 V полным отмиранием его надземной части. В подземной части растет корневище, на верхушке утолщенной части его годичного прироста остается «пенек» с ровной поверхностью или с небольшим углублением. С отмиранием генеративной части побега заканчивается цикл развития монокарпического побега. Функция возобновления переходит к следующему боковому побегу, еще вегетативному, но к осени меристема его верхушечной почки формирует генеративные органы.

У основания надземной части вегетативного побега расположены 2 чешуи и 1 лист переходного типа. Расширенное влагалище переходного листа в зимний период так же, как и чешуи, очевидно, защищает верхушечную почку.

Период роста листьев очень растянут. Первые 2—3 листа развертываются 20—30 IV, 4-й — 30 IV—10 V, 5-й — 5—25 V и 6-й — 10—15 VI. К моменту развертывания листа длина его пластинки имеет уже почти максимальные размеры. Ширина пластинки первых двух листьев и последнего после развертывания продолжает увеличиваться в течение 15—20 (25) дней, а 3—5-го — в течение 30—60 дней. В конце вегетации листовые пластинки наиболее развитых 4-го и 5-го листьев имеют длину 30—60 и ширину — 55—122 см. Диаметр черешков у их основания 5.5—11, у пластинки листа — 2.6—4.5 см. Черешки полые, с внутренней (адаксиальной) стороны желобчато-вогнутые, гладкие, с внешней (абаксиальной) стороны — выпуклые, крупноребристые, покрыты густым войлочным опушением, придающим им бледно-зеленый цвет. Наиболее интенсивный среднесуточный прирост листьев, и в частности черешков, в длину происходит между третьей декадой мая и концом первой декады июня: на сыром участке до 6.4, на сухом — 4.2 см. Наиболее развитые 4—5-й листья имеют длину черешков до 130—170 см; общая высота листьев нередко достигает 200—220 см.

Среднесуточный прирост листьев белокопытника в длину в 1974 г. был небольшим, так как лето оказалось неблагоприятным по метеорологическим условиям. По средним многолетним данным за май—июнь в районе г. Холмска выпадает 122 мм осадков. В этот же период в 1974 г. выпало 87.3 мм, а в период максимального роста листьев (с 15 V по 10 VI) — всего лишь 31.2 мм, что тормозило рост растений. Как отметил еще М. Г. Попов (1969 : 58): «В этом скоростном и интенсивном росте главным фактором является вода и только вода — вода почвы и воздуха».

Первые листья белокопытника живут недолго. Пожелтение и усыхание их отмечены в период с 30 IV по 20 V. Постепенно этот процесс захватывает и другие листья. 4-й и 5-й или 5-й и 6-й листья, а чаще лишь один из них вегетируют до середины или конца сентября. Продолжительность жизни листьев колеблется от 15—25 до 118 дней. Подсыхание их у наиболее слабых растений начинается в первой декаде июля. Сначала чернеет черешок у основания, ткань листа постепенно отмирает, пластинка по краям становится коричневой, черешок подламывается, и лист падает. Ко второй декаде сентября остаются живыми листья у особей, растущих в защищенных от ветра местах. Продолжительность роста вегетативных побегов 4—5 месяцев (на сухих участках меньше, на сырых больше).

Очень образно об отмирании белокопытника пишет Попов (1969 : 60): «Сахалинская трава растет на воде и состоит главным образом из воды; едва ударяют первые осенние заморозки, в первые дни октября, как огромные листья гигантского белокопытника лягут на землю, толстые мощные черешки их превратятся в тонкие ленты, ибо они состоят главным образом из воды и сухого вещества в них очень мало, а пластинки совсем исчезнут, сделавшись тонкими, как папиросная бумага».

Часто после раннего усыхания листьев весенне-летней генерации, а также при повреждении или скашивании их происходит развертывание новых листьев. Функция листьев летне-осенней генерации — продление вегетации, так как в это время идут интенсивный рост в длину и формирование новых метамеров побегов возобновления. Обычно развертывается от 1 до 5 листьев. К концу августа они имеют длину 25—90 см. В их пазухах появляются почки, длина которых не превышает 0.1—0.7 (1.4) см. Эти почки обычно не образуют удлиненных побегов и постепенно отмирают. Вегетативный побег заканчивается верхушечной почкой, в которой осенью формируются метамеры вегетативного или генеративного побега. Почку прикрывают 1—2 листа с недоразвитыми листовыми пластинками длиной от 5 до 1.8 см и 2—4 войлочноопушенные чешуи.

Корневища генеративной особи образованы подземными частями побегов, надземные части которых отмирают. Длина годичных приростов корневища колеблется от 5—13 до 75 см (и даже более). Длина междоузлий очень сильно варьирует в зависимости от экологических и метеорологических условий года. По нашим данным, длина всего корневища парциального куста колеблется от 15—30 до 400—440 см. Годичные приросты его имеют 8—17 узлов. В каждом узле находятся почки. В узлах плагиотропной части корневища почки спящие, и только повреждение или отчуждение части корневища могут вызвать их развитие в побег. На клубневидном утолщении ортотропной части корневища расположены почки, выполняющие функции возобновления. Эта часть утолщена до 3—7 см и имеет укороченные междоузлия (0.5—1 см). Развитие побегов из 2—3 почек на утолщенной части годичного побега белокопытника способствует ветвлению корневища парциального куста. Встречаются парциальные кусты с различным числом ветвей — от 1—2 до 10 и более. Ветви корневища разновозрастные, так как раскрывание почек может наступать в разное время.

Раскрывание почек возобновления в пазухах листьев вегетативного побега начинается вскоре после рассеивания семян и отмирания генеративного побега. Прирост побегов возобновления сначала невелик. Он активизируется с первой декады июля, и к третьей декаде побеги имеют длину 5—10 см. Наибольший среднесуточный прирост подземных плагиотропных побегов отмечен между началом и серединой сентября: на сырых участках — 0.5—2.3, на сухих — 0.2 см. К концу второй декады сентября длина побегов возобновления не превышала 10—26 и редко достигала 55—64 см. Слабый прирост этих побегов объясняется очень засушливым летом. По средним многолетним данным, количество осадков с июня по август включительно в районе исследования составляет 255 мм, а в 1974 г. их выпало только 132 мм. Иногда небольшие подземные побеги (2.5—4 см) образуют почки на плагиотропной части корневища. Чаще всего прорастают почки 1-го узла, реже — на средней части годичного прироста корневища. Они обычно отмирают, не реализуясь в надземные побеги, исключая случаи повреждения верхушечной почки надземного побега или корневища.

Корневая система белокопытника в генеративном периоде представлена придаточными корнями, функционирующими даже на 11—15-летних годичных приростах корневища. Образование и рост придаточных корней на молодых плагиотропных побегах возобновления происходят в августе, т. е. в период интенсивного роста последних. Придаточных корней немного. Основная масса их сосредоточена на утолщенной ортотропной части побега, на его плагиотропной части корней меньше.

При горизонтальных раскопках клонов белокопытника обнаружены парциальные кусты сенильных растений, корневища которых состоят из очень укороченных годичных приростов. Годичные приросты корневища часто расположены вертикально вследствие моноподиального нарастания побега в течение ряда лет. Длина корневищ не превышает 3.5—7 см, тем не менее они содержат от 18 до 37 узлов (листовых рубцов) с сильно укороченными междоузлиями (0.1—0.8 см). Верхушечная почка побегов сенильных растений на протяжении нескольких лет формирует только вегетативные органы (листья 2.3—5 см длиной). При отмирании верхушечной почки в побеги развиваются 1—2 боковых. Новые побеги в течение ряда лет также растут моноподиально, образуя до 20—22 узлов в подземной вертикальной части побега, т. е. у сенильных особей моноподиальное нарастание становится устойчивым. Следовательно, моноподиальный рост в течение ряда лет свойствен не только виргинильным растениям, но и сенильным. Подобное явление отмечено нами и для *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim. на Камчатке (Качура, 1974).

Таким образом, на протяжении большого жизненного цикла у белокопытника изменяется корневая система: стержнекорневая в начале вегетации 1-го года жизни, она становится стержнекистевой (в течение 2—3 лет), а после отмирания стержневого корня — мочковатой. В предгенеративном и генеративном периодах развития белокопытник — длиннокорневищное растение.

*Petasites amplus* по форме роста монокарпических побегов относится к полурозеточным растениям. В вегетативный период их развития ось побега укорочена, листья собраны в розетку. Генеративный побег ортотропный олиственный. В сенильном периоде ось побега белокопытника вновь становится укороченной и меристема верхушечной почки формирует только листья.

Первое звено корневища эпигеогенное, его составляют гипокотиль и первые метамеры побега. Моноподиальное нарастание оси 1-го порядка и рост вертикального корневища происходят обычно в течение 4 лет. В течение 3 лет меристема верхушечной почки формирует метамеры вегетативного побега, в конце 3-го года — метамеры генеративного побега. Цветение, созревание семян и появление всходов приурочены к весеннему периоду 4-го года жизни. Смена характера нарастания может произойти также при прекращении функционирования верхушечной почки оси 1-го порядка без плодоношения или при ее повреждении.

В сенильный период рост побегов белокопытника вновь становится моноподиальным.

Белокопытник хорошо размножается семенами и вегетативным путем.

## ЛИТЕРАТУРА

Бутырина П. Ф., Ф Е. Голяркин. (1951). Дикорастущие кормовые травы Сахалина. Кормовая база, 12. — Качура Н. Н. (1974). Особенности развития лабазника *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim. на Камчатке. Бот. ж., 59, 9. — Попов М. Г. (1969). Растительный мир Сахалина. — Сандина И. Б. (1966). Морфологические и биологические особенности видов белокопытника *Petasites* в связи с их систематическим положением. Бот. ж., 51, 8. — Черняева А. М. (1958). Дикорастущие силосные растения Сахалинской области и перспективы введения их в культуру. — Черняева А. М. (1971). Биологическая и химическая характеристика многолетних силосных растений Сахалина. В кн.: Растения и факторы внешней среды. Тр. Сахалинск. комплексн. н.-и. инст. СО АН СССР, 3.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 30 IV 1975.

УДК 581.84 : 581.45 : 582.542 : 582

Т. В. Гендельс

# АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА *AEGILOPS MUTICA* BOISS. (*POACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ ЭТОГО ВИДА

T. V. GENDELS. ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAF IN *AEGILOPS MUTICA* BOISS. (*POACEAE*) IN CONNECTION WITH THE TAXONOMIC POSITION OF THIS SPECIES

Систематическое положение *Aegilops mutica* Boiss. подвергалось частой ревизии различными авторами. Жобер и Шпах (Jaubert, Spach, 1848—1850; цит. по: Сенянинова-Корчагина, 1932) *Ae. mutica* приводят как *Ae. tripsacoides* Jaub. et Spach в составе подрода *Amblyopyrum* Jaub. et Spach рода *Aegilops* L. Буассье (Boissier, 1844), включив *Ae. mutica* в род *Aegilops*, указал на его близость к *Ae. aucheri* и *Ae. speltoides*. Согласно П. М. Жуковскому (1928), М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1932) и Кихаре (Kihara, 1940), *Ae. mutica* относится к секции *Amblyopyrum* рода *Aegilops*. Сенянинова-Корчагина указывает, что по морфологии хромосом *Ae. mutica* трудно отличим от *Ae. comosa*, а также от *Ae. speltoides*, *Ae. aucheri* и *Ae. longissima*. Эйг (Eig, 1929а) первоначально поместил *Ae. mutica* в монотипную секцию *Anathera* подрода *Amblyopyrum* рода *Aegilops* и рассматривал его как вид, наиболее близкий к *Ae. longissima* (секция *Platystachis*). Жуковский (1928) также считал, что *Ae. mutica* очень близок к *Ae. bicornis* и *Ae. longissima*. Оба автора высказали одинаковую точку зрения, что *Ae. mutica* является промежуточным звеном между родами *Aegilops* и *Agropyron*. Впоследствии Эйг (1929б) исключил *Ae. mutica* из рода *Aegilops* и поместил его в монотипный род *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig. По его мнению, основным признаком, по которому *Ae. mütica* отличается от остальных видов рода *Aegilops*, является характер колосковой чешуи у этого вида, которая шире в верхней части, наверху выемчатая, двузубчатая, короче цветковой и не имеет ости. Ченаверайан (Chennaveeraian, 1960) считает, что кариотип *Ae. mutica* сходен с кариотипами *Ae. aucheri* и *Ae. speltoides*, поэтому он согласен с Буассье (1844), что *Ae. mutica* ближе к *Ae. aucheri*, чем к *Ae. longissima*, как полагает Эйг (1929а). По мнению Ченаверайана, *Ae. mutica* не может быть включен в секцию *Sitopsis* Zhuk., поскольку он отличается от представителей этой секции безостостью и отсутствием киля на чешуе. Он считает, что, несмотря на сходство с некоторыми представителями рода *Elytrigia* Desv. по многим морфологическим признакам строения колоса, *Ae. mutica* не может быть включен в этот род, так как результаты кариологических исследований указывают на их различия в морфологии хромосом. Поэтому Ченаверайан находит вполне обоснованным выделение Эйгом *Ae. mutica* в самостоятельный род. Кроме того, основываясь на наличии у *Ae. mutica* хромосом генома B пшениц, Ченаверайан предполагает, что он является возможным донором этого генома. Э. Р. Сирс и Е. Р. Моррис (1970), следуя за Боуденом (Bowden, 1959), включают род *Aegilops* в род *Triticum* и рассматривают *Ae. mutica* как *T. tripsacoides* (Jaub. et Spach) Bowden.

Мы сравнивали *Ae. mutica* по анатомии листа с остальными представителями этого рода, изученными нами ранее (Гендельс, 1974). Работа выполнена на материале коллекции Ю. С. Григорьева в Ташкентском ботаническом саду Академии наук Узбекской ССР. Растения были собраны в фазе колошения и зафиксированы в 70%-м спирте. Обработка велась по общепринятой анатомической методике. Были изучены верхняя и нижняя эпидерма, а также поперечные срезы второго сверху листа.

Для *Ae. mutica* характерен тот же комплекс анатомических признаков листа, что и для других представителей этого рода. У этого вида пластинка листа плоская, со слегка выступающим килем, в котором проходит самый крупный проводящий пучок, сильно укрепленный склеренхимой. Вокруг пучка бесцветной паренхимы нет. В листе 35—39 проводящих пучков,

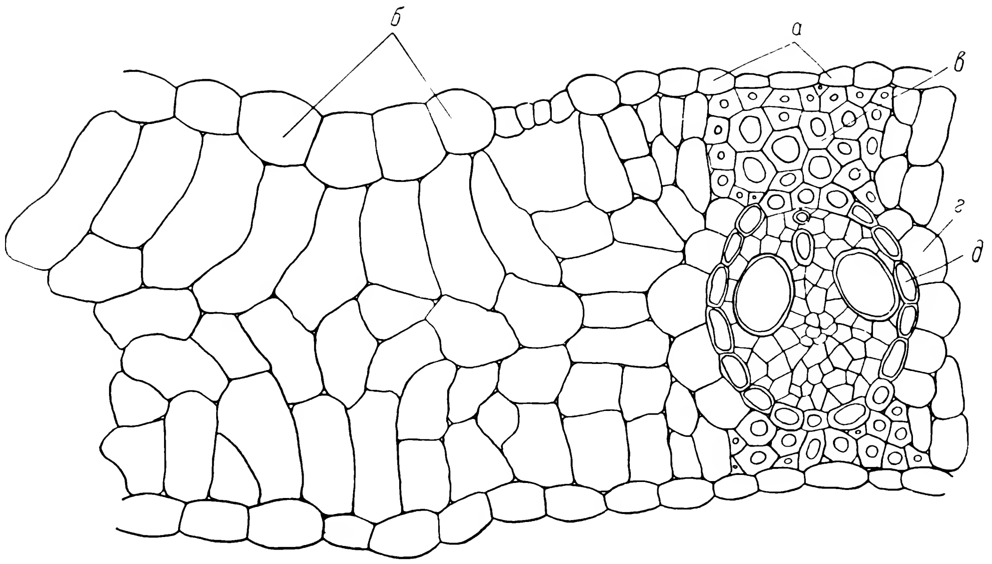


Рис. 1. Поперечный срез листа *Aegilops mutica* Boiss.

*а* — эпидермальные клетки, расположенные над жилкой, *б* — пузыревидные клетки, *в* — адаксиальный тяж склеренхимы, *г* — клетки внешнего слоя обкладки пучка, *д* — клетки внутреннего слоя обкладки.

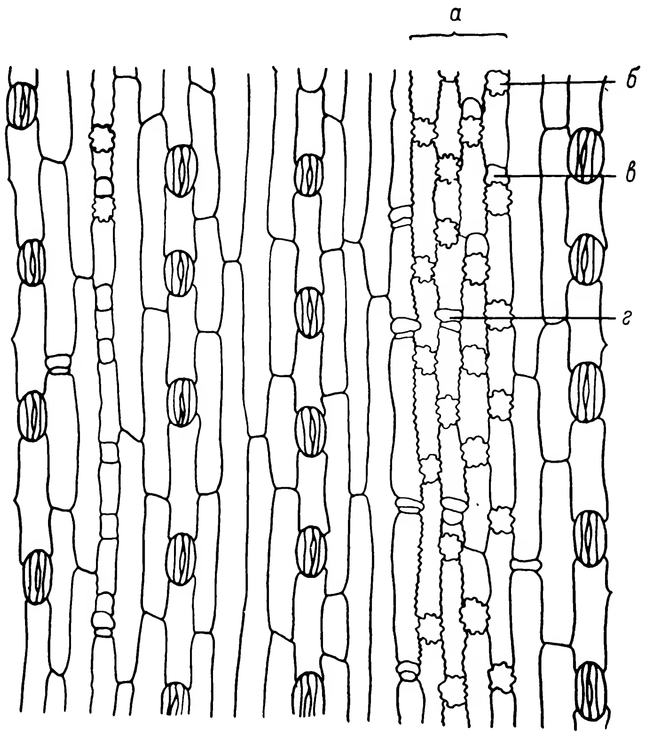


Рис. 2. Нижняя эпидерма *Aegilops mutica*.

*а* — участок **эпидермы** над жилкой, *б* — окремнелые бугорки, *в* — одиночная кремнистая клетка, *г* — парные клетки.

половина из них с адаксиальными и абаксиальными тяжами склеренхимы; у других представителей рода склеренхима развита значительно слабее. Только по этому признаку *Ae. mutica* отличается от остальных представителей этого рода (Гендельс, 1974). У *Ae. mutica*, как и у других видов *Aegilops*, такой же характер расположения пучков разных порядков: от одного до трех мелких между двумя крупными. Все пучки в листе имеют двойную обкладку (рис. 1, *г*, *д*). Пузыревидные клетки по высоте вдвое превышают остальные клетки эпидермы. Они образуют группы (из 3—5 клеток) веерообразной формы или располагаются цепочкой. Мезофилл состоит из 3—4 слоев клеток, расположенных плотно, почти без межклетников. Клетки субэпидермального слоя палисадного типа. Общие для всех видов *Aegilops* признаки наблюдаются и в строении эпидермы *Ae. mutica*. На нижней эпидерме (рис. 2) над большей частью жилок среди удлиненных клеток находятся окремнелые бугорки, парные клетки и одиночные кремнистые клетки. Боковые стенки удлиненных клеток, расположенных над жилками и по краю листа, извилистые, между жилками — прямые или слабоволнистые. Длина замыкающих клеток устьиц 35—40 мкм, число устьиц на 1 мм$^2$ — около 90. Ни волосков, ни шипиков на нижней эпидерме нет. На верхней эпидерме удлиненные клетки над жилками чередуются с редкими шипиками, окремнелыми бугорками, одиночными кремнистыми клетками и парными клетками. Боковые стенки удлиненных клеток, расположенных над жилками, волнистые, по краю листа — извилистые. Длина замыкающих клеток устьиц 37—42 мкм, число устьиц на 1 мм$^2$ — 85—90. Волоски встречаются редко, по краю листа.

Наши анатомические данные свидетельствуют о том, что исследованный вид целесообразно оставить в роде *Aegilops* L.

## ЛИТЕРАТУРА

Гендельс Т. В. (1974). Анатомическое строение листа р. *Aegilops* L. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Жуковский П. М. (1928). Критико-систематический обзор видов р. *Aegilops*. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 18, 1. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1932). Карио-систематическое исследование р. *Aegilops*. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 2,1. — Сирс Э. Р., Е. Р. Моррис. (1970). Цитогенетика пшеницы и родственных форм. В кн.: Пшеница и ее улучшение. М. — Bowden W. (1959). The taxonomy and nomenclature of the wheats, barleys and ryes and their wild relatives. Canad. J. Bot., 37. — Boissier E. (1844). Diagnoses plantarum orientalium novarum, ser. 1. — Chennaveeraian M. (1960). Karyomorphologic and cytotaxonomic studies in *Aegilops*. Acta Horti Gotoburgensis, 23. — Eig A. (1929a). Monographisch-kritisch Übersicht der Gattung *Aegilops*. —Eig A. (1929б). *Amblyopyrum* Eig. A new genus separated from the genus *Aegilops*. Agricult. Records 2, P. L. E. Inst. Agric. Natur. Histor. Palestine. — Kihara H. (1940). Verwandschaft der *Aegilops*-Arten im Lichte der Genomanalyse. Ein Überblick. Züchter. 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 IV 1976.

*УДК 502.7 : 581.9 : 674.031.632.13 (470.323)*

**Т. И. Васильченко**

# СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ *BETULA HUMILIS* VAR. *CRETACEA* LITV. НА МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ В КУРСКОЙ ОБЛАСТИ

T. I. VASSILCHENKO. THE PRESENT STATE OF LOCATIONS OF *BETULA HUMILIS* VAR. *CRETACEA* LITV. IN CRETACEOUS DEPOSITS OF KURSK REGION

Приводятся данные о состоянии *Betula humilis* var. *cretacea* Litv., встречающейся только в Горшеченском районе Курской области, в логу Сурчины.

Наблюдения автора (с 1970 по 1975 г.) показали, что эта береза может быть сохранена только при введении заповедного режима или при строгом соблюдении режима заказника. Установлено, что она очень устойчива к выпасу и обладает способностью к вегетативному возобновлению.

Уникальное местообитание березы приземистой — обычного растения торфяных болот — на меловых склонах, открытое Б. М. Козо-Полянским (1911) и описанное Д. И. Литвиновым (1913), является одной из ботанических достопримечательностей, не раз привлекавшей внимание исследователей. По мнению Литвинова, это своеобразное местообитание проливает свет на происхождение березы приземистой.

*Betula humilis* var. *cretacea* Litv. встречается только в Горшеченском районе Курской области, близ с. Богатырево, в логу Сурчины, в верхней трети склона северо-западной экспозиции.

Литвинов (1913) указывал, что береза приземистая была представлена двумя кустами; один куст находился в зарослях *Rhamnus cathartica*, второй — на меловом обнажении.

Еще Козо-Полянский (1927, 1931) выразил тревогу по поводу сохранности этого интереснейшего реликтового растения, он отметил явное угнетение березы вследствие неумеренного выпаса.

Н. П. Виноградов и С. В. Голицын (1949), изучая состояние реликтовой растительности после Великой Отечественной войны, обнаружили, что береза пострадала от пожара в 1945—1946 гг. В материалах этого обследования имеется схема, на которой показано положение двух кустов березы. Они были сильно повреждены пожаром. В первом кусте остались живыми 13% всех побегов, всего сохранилось побегов живых и сухих (несгоревших) — 150, во втором кусте — 20. Средняя длина побегов составляла 180 см, наблюдалось обильное образование молодой поросли, отраставшей от сохранившейся подземной части.

В 1951 г. Голицын обнаружил на месте кустов березы две ямы, по краям их сохранилась лишь молодая поросль (Барабаш, Голицын, 1960). В этой статье приводится описание остатков двух кустов, выполненное в 1958 г. Из этого описания следовало, что береза находится на грани исчезновения. Совместная экскурсия автора данной статьи с С. В. Голицыным в 1966 г. в урочище Сурчины подтвердила этот вывод. Один куст был полностью уничтожен, второй разбит в результате чрезмерного выпаса, на его месте образовалось эрозионное пятно. Корни березы были обнажены, вывернуты на поверхность. Лишь кое-где остались одно-двулетние побеги. Общее проективное покрытие побегов березы, сорняков и степных растений на площади 1 м$^2$ составило 7%. В последующие годы попытки найти березу оказались бесплодными. Только в 1970 г. мною были обнаружены на месте бывшего куста однолетние побеги березы. Очевидно, интенсивность выпаса после 1966 г. снизилась и это создало возможность и для вегетативного возобновления березы.

На месте наибольшей концентрации побегов была заложена постоянная площадка размером в 1 м$^2$. По инициативе директора Центрально-Черноземного заповедника А. М. Краснитского площадка с прилегающей территорией (около 2.5 м$^2$) была огорожена металлической сеткой. На постоянной метровой площадке в 1970 г. был зарегистрирован 21 побег березы, а поблизости, за пределами огороженной площадки, найдены еще 22 побега. Проективное покрытие березы составляло всего 2.5%, высота побегов была незначительной (см. таблицу).

Динамика возобновления *Betula humilis* var. *cretacea* Litv. (на 1 м$^2$)

| Показатели | Годы | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1970 | 1972 | 1973 | 1975 |
| Число побегов березы | 21 | 12 | 13 | 34 |
| Проективное покрытие березы, % | 2.5 | 7.5 | 30 | 25 |
| Высота побегов, см | 5—7 | 25—30 | 61—77 (12 побегов), 5 (1 побег | 70—90 (12 побегов), 15—30 (19 побегов), 5 (3 побега) |
| Число видов на 1 м$^2$ | 35 | 38 | 38 | 43 |
| Число видов на всей огороженной площадке (2.5 м$^2$) | 65 | 69 | 73 | 68 |
| Общее проективное покрытие, % | 30 | 50 | 80 | 50 |

В описании 1972 г. на постоянной метровой площадке отмечено только 12 крупных, хорошо развитых, густо облиственных побегов; остальные погибли. За пределами огороженной площадки побеги были полностью уничтожены. В 1973 г. число побегов почти не увеличилось, зато проективное покрытие березы возросло до 30%, так как они обильно ветвились. Значительно увеличилось общее проективное покрытие; отмечено разрастание *Elytrigia repens*, *Poa pratensis*, *Zerna riparia*, *Achillea millefolium*, мха туидиума и некоторых обычных сорняков.

В 1974 г. метровая площадка была прополота для осветления. В 1975 г. на этой площадке отмечены 43 вида. Общее проективное покрытие снизилось, очевидно, в результате прополки. Вследствие нарушения процесса естественного восстановления растительности делать какие-либо выводы о ее динамике не представляется возможным.

Кроме прополки, нарушение естественного восстановления растительности было вызвано также поселением какого-то небольшого землеройного животного. На площадке обнаружена норка с выходом за пределами изгороди. Состояние березы резко ухудшилось из-за нападения неизвестного насекомого-вредителя, объевшего мякоть листьев на самых крупных побегах.

Число побегов на площадке увеличилось до 34, из них 12 самых крупных, более старых побегов оказались пораженными вредителем. Молодые побеги не пострадали. Изучение 12 старых побегов, поврежденных вредителем, показало, что 4 из них плодоносили; на них обнаружены женские сережки с плодами и сформировавшиеся мужские сережки. Побеги обильно ветвились, диаметр стволиков в основании порослевых побегов достиг 1 см. Таким образом, уже на шестой год жизни порослевые побеги березы цвели и плодоносили. Погибли они полностью или частично, покажут дальнейшие наблюдения. Во всяком случае наличие молодых побегов свидетельствует о возможности дальнейшего восстановления березы.

Помимо наблюдений на постоянной площадке проводилось описание растительности степного склона вблизи площадки. В описаниях 1970, 1972, 1973 и 1975 гг. отмечены почти все виды, указанные в описаниях 1958 г. Г. И. Барабаш и С. В. Голицыным (1960); следовательно, за прошедшие 17 лет видовой состав растительности мало изменился. В описании на площадке 100 м$^2$ в средней части склона, заложенной вблизи постоянной площадки с березой, насчитывается 118 видов, из них 84 являются общими для 1958 и 1970—1975 гг. Различия в видовом составе определяются в основном несколько изменившимся составом сорняков, большей площадью выявления (за счет которой увеличился список степных видов), а также неполным совпадением местоположения учетных площадок.

Постоянство видового состава, выявленное при повторном описании, а также в результате сравнения списков видов, было отмечено ранее Барабаш и Голицыным (1960). Это свидетельствует о высокой устойчивости реликтовых фитоценозов к выпасу. Тем не менее нет сомнений, что усиление интенсивности выпаса приведет к полному уничтожению реликтовой растительности. За годы наблюдений отмечено прогрессирующее угнетение *Daphne juliae*. Кустики ее очень малы, побеги достигают 5—7 см в высоту, проективное покрытие 0.2%, встречаемость 20% (до данным описания 1975 г.).

В настоящее время урочище Сурчины является заказником, входящим в состав колхозных земель, но режим заказника не соблюдается. Поэтому огораживание площадки с березой в условиях интенсивного выпаса явилось своевременной мерой, позволившей спасти ее от полного уничтожения. Однако при огораживании малых площадок изменяются условия увлажнения (снежные заносы), освещения, температурный режим; поэтому принято решение огородить бóльшую площадь.

Вполне очевидно, что огораживание может спасти лишь березу, а реликтовые фитоценозы с дафной будут уничтожены полностью. Только создание на территории урочища заповедника или строгое соблюдение режима заказника смогут полностью решить проблему сохранения и березы, и реликтовых фитоценозов.

Охрана *B. humilis* var. *cretacea* очень важна. Поразительная жизнеспособность березы подтверждает мнение о своеобразии генома реликтовых растений (Скворцов, 1974; Шаповалов, 1974). Охрана этого растения необходима и в практических целях. Биологические и экологические особенности делают ее интересным объектом для возможного использования с целью закрепления эродированных меловых склонов.

## ЛИТЕРАТУРА

Барабаш Г. И., С. В. Голицын. (1960). Об охране меловой формы приземистой березы на Средне-Русской возвышенности. В кн.: Охрана природы и заповедное дело в СССР, 5. — Виноградов Н. П., С. В. Голицын. (1949). Послевоенное состояние наиболее интересных местонахождений реликтовых растений Верхнего Поосколья и Северо-Донецкого реликтового района. Тр. Воронежск. унив., 15. — Козо-Полянский Б. М. (1911). К флоре Воронежской губернии. Тр. Юрьевск. бот. сада, 12. — Козо-Полянский Б. М. (1927). Черноземный рододендрон. Краеведч. сборник, 4. Воронеж. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — Литвинов Д. И. (1913). *Betula humilis* на мелу в Воронежской губернии. Тр. бот. музея, 1. — Скворцов А. К. (1974). Избыточность генетической информации и эволюционный прогресс. Природа, 8. — Шаповалов А. А. (1974). Почему сохранились живые ископаемые? Природа, 8.

Курский государственный
медицинский институт.

Получено 17 XI 1975.

---

УДК 582 : 582.998

### С. Ю. Липшиц

# К ПОЗНАНИЮ РОДА *SAUSSUREA* DC. 5[1]

S. Y. LIPSCHITZ. TO THE KNOWLEDGE OF THE GENUS *SAUSSUREA* DC. 5
S. J. LIPSCHITZ. AD COGNITIONEM GENERIS *SAUSSUREA* DC. 5

Приводятся результаты таксономической ревизии ряда видов рода *Saussurea* DC. 10 видов на основании исследования оригинальных образцов отнесены в синонимы. Дается описание на латинском языке нового подвида — *S. candolleana* ssp. *platyptera* Lipsch. Дана новая таксономическая трактовка трех видов, встречающихся в СССР (*S. porcellanea* Lipsch., *S. tomentosa* Kom., *S. kitamurana* Miyabe et Tatewaki); *S. blanda* Schrenk приводится впервые для флоры Китая.

---

[1] См.: 1) Нов. сист. высш. раст., 1964, 1 : 314—328; 2) Бот. ж., 1966, 51, 10 : 1494—1499; 3) Нов. сист. высш. раст., 1971 8 : 247—252; 4) Бот. ж., 1972, 57, 6 : 673—683.

Данная статья по тематике продолжает ранее опубликованные. Она включает изложение вновь полученных результатов по таксономической ревизии представителей рода *Saussurea* DC. Переисследование типовых (оригинальных) образцов некоторых таксонов, относящихся к этому роду, вновь выявило их тождество с ранее описанными. Это заставило нас перевести данные таксоны в синонимы к приоритетным. Таксоны, отнесенные в синонимы, обозначены в тексте звездочками. Кроме того, в статье содержатся дополнения или некоторые изменения опубликованных диагнозов таксонов, выяснение их генетических взаимоотношений, уточнение ареалов и т. д. Все изученные таксоны для удобства обозрения расположены по алфавиту видовых эпитетов. Названия гербариев, в которых хранятся исследованные материалы, даются в сокращенной форме, принятой в справочнике «Index herbariorum».

### ***Saussurea blanda*** **Schrenk.**

Этот вид, описанный из Джунгарского Алатау, встречающийся также в Заилийском Алатау (Западный Талгар), считался эндемом Средней Азии. Однако мнение о среднеазиатском эндемизме оказалось неточным — растение собрано А. А. Юнатовым в пределах Китая. Сводка литературных цитат *S. blanda* Schrenk и синонимов вида приведена мной (Флора СССР, 1962, 27 : 407).

Изученные экземпляры: «Синьцзян-Уйгурская автономная область. Восточный Тянь-Шань, южный склон. Долина р. Музарт в ее верхнем течении, урочище Сазмек, по осыпи. 8 IX 1958, № 883 и № 884. А. А. Юнатов, Юань И-фэнь» (LE!).

*Saussurea blanda* Schrenk [Bull. Acad. Sc. Pétersb. 1842, t. 10, n° 23 : 354; Ej. in Fischer et Meyer, 1842, Enum. plant. novar. a cl. Schrenk lectar. 2 : 37; Lipschitz, 1962, Fl. URSS, 27 : 407] a beato A. Junatov in China (Tian-Schan orientalis, vallis Muzart) collecta. Novitas pro flora Chinae.

### ***Saussurea candolleana*** **(De Candolle) Schultz Bipontinus.** ***S. clarkei*** **Hooker f. et** ***S. piptathera*** **Edgeworth.**

Виды, объединенные Кларком (Clarke, 1876) в секцию *Coarctatae*, а именно *S. candolleana*, *S. pterocaulon* и *S. piptathera*, очень близки между собой и весьма полиморфны. Варьирование признаков идет по следующим направлениям: 1) стебель бывает бескрылым и крылатым (в последнем случае — от низбегающих на него листьев); 2) листья разнообразные: а) по форме (яйцевидные, эллиптические, продолговато-ланцетные, на верхушке тупые или заостренные); б) по опушению (голые или почти голые на верхней и нижней поверхностях; сверху голые, снизу паутинистые; сверху голые, снизу тонкобеловойлочные); в) по основанию (округлое или суженное или полустеблеобъемлющее); г) по наличию или отсутствию черешка (в первом случае черешки бывают бескрылыми или ясно крылатыми, во втором случае — листья сидячие или почти сидячие).

Гукер (Hooker f., 1881) отнес виды, упомянутые Кларком, к секции *Corymbiferae* и редуцировал их число до двух; а именно *S. candolleana* (в который включил *S. pterocaulon* Decaisne) и *S. piptathera*. Кроме того, он описал еще один новый таксон *S. clarkei* Hook. f. Все эти виды я отношу к секции *Saussurea* подрода *Saussurea*.

Привожу ключ для их определения, новое описание на латинском языке *S. candolleana* ssp. *platyptera* Lipsch. ssp. nov., а также перечень литературных цитат и изученных экземпляров.

### CLAVIS ANALYTICA TAXORUM

1. Caulis nanus (4)6—10(15) cm alt. Folia caulina media obovata in petiolum alatum decurrentia vel rarius subsessilia . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *Saussurea clarkei* Hook. f.
— Caulis elatus 20—75 cm alt. (et ultra) . . . . . . 2

2. Caulis exalatus. Folia sessilia vel subsessilia semiamplexicaulia, basi rotundata et subauriculata, subtus praecipue niveo-tomentosa interdum (in speciminibus hybridis?) glabrata . . . . . . . . . . . . . . . .
. . . . . . . . . . . . . . . . *Saussurea piptathera* Edgew.

— Caulis alatus. Folia caulina media praecipue nunc petiolata nunc subsessilia, basi non auriculata . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3

3. Folia caulina media variabilia oblonga, ovato-lanceolata, late lanceolata subsessilia vel petiolata valde decurrentia. Petioli non alati . . . 4

— Folia caulina media obovata, vel elliptica, spathulata, petiolata. Petioli conspicue alati . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .
. . . . . . . . . . . *Saussurea candolleana* ssp. *platyptera* Lipsch.

4. Folia caulina media praecipue latelanceolata vel oblonga, subtus plus minusve pubescentia vel araneoso-lanata . . . . . . . . . . . .
. . . . . . . . . . . *Saussurea candolleana* (DC.). Sch. Bip.

— Folia utrinque glabrata . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .
. . . . . . . . . . . *Saussurea candolleana* var. *glabrata* Lipsch.
[Typus: «Sikkim Himalaya, Luchung Valley, 12 000 ft, 14 VIII 1892, № 765, G. A. Gammie». (LE!)].

***Saussurea candolleana*** **(De Candolle) Schultz Bipontinus,** 1846, Linnaea 19 : 331; Hook. f. 1881, Fl. Brit. Ind. 3 : 372 excl. syn. *Jurinea adenocarpa* Ledeb.; Blatter, 1928, Beautif. Flow. Kashmir 1 : 185, pl. 33, fig. 2.; Kitamura, 1969, Acta Phytotax. et Geobot. 24, 1—2 : 3. — *Aplotaxis candolleana* DC., 1838, Prodr. 6 : 541 (descriptio primaria). — *S. pterocaulon* Decaisne, 1843, Walp. Repert. 2 : 668; Ej. in Jacquemont Voyage Inde, (1843?) 1844 : 95; Atlas Bot., 1844 : tab. 103, Clarke, 1876, Compos. Ind. : 231.

Typus *S. candolleanae* (DC.). Sch. Bip.: «Himalaya Kamaonensi Wallich» (G).

**Saussurea candolleana ssp. platyptera Lipschitz, ssp. nov.** A typo *S. candolleanae* (DC.) Sch. Bip. (=*Aplotaxidis candolleanae* DC.) differt: foliis caulinis mediis ellipticis vel obovatis, decurrentibus, petiolatis, petiolis late alatis. Ut videter affinis *S. clarkei* Hook. f. est sed robustior.

Typus: «Daka. Dhurmsala, 11 000 ft, 16 X 1874, n° 24 503, C. B. Clarke». (K!, photo LE!).

***Saussurea clarkei*** **Hooker f.** 1881, Fl. Brit Ind. 3 : 372 excl. syn. *S. candolleana* Clarke [non (DC.) Sch. Bip.]; Blatter, 1928, Beautif. Flow. Kashmir 1 : 187.

Lectotypus: «Herbarium of the late East India Company. Kashmir. Sine numero. Falconer, Kew, 1864». (K!, photo LE!).

Paratypus: «Kashmir, Tilail, 13 250 ft., 28 VIII 1876, n° 30 807A, C. B. Clarke». (K!, photo LE!).

Secundun cl. J. Hooker *S. clarkei* locum medium inter *S. pterocaulon* Decaisne [=*S. candolleana* (DC.) Sch. Bip.] et *S. atkinsonii* Clarke tenet, sed a. prima (ssp. *platyptera* Lipsch.) habitu (statura humiliore), caule crassiusculo inconspicue alato differt, a secunda vero caule elatiore, calathidiis numerosis, receptaculo paleaceo, foliis subtus non lanatis optime recedit. *S. clarkei* ut videtur proles alpina *S. candolleanae* est. Planta haec ex materia insufficiente in Herbario Horti Botanici Kewensis conservata descripta est.

Sententia mea hae plantae (i. e. *S. clarkei* et *S. candolleana* ssp. *platyptera*) in vivo ulterius observandae in speciem unam conjungentur.

***Saussurea piptathera*** **Edgeworth,** 1846, Trans. Linn. Soc. London 20 : 76 in observ.; Clarke, 1876, Compos. Ind.: 231; Hook. f. 1881, Fl. Brit. Ind. 3 : 372. — *Aplotaxis discolor* DC., 1838, Prodr. 6 : 541 (descriptio primaria). — *Saussurea indica* Sch. Bip. 1846, Linnaea 19 : 331 (nomen solum novum).

Typus: «N. W. India. Herb. Royle» (G); isotypus (LE!). Specimen authenticum Edgeworthii: «Himalaya, 10 000 ft, 1844, Edgeworth». (K!, photo LE!).

Specimina examinata: «Kumaon. Pandari glacier, 12 500 ft,

n° 4, R. Strachey and J. E. Winterbottom» (LE!). — «Garhwal. Lekhun Godh under Srikaulo (?), 12—13 000 ft, 11 VIII 1883, № 853, J. F. Duthie» (LE!). — «Garhwal, On Lay to Hemkund, 3600 m, 2 X 1962, № 24 280. U. C. Bhattacharyya» (LE!). — Ibid., 3800 m, 8 X 1962, № 24 403. U. C. Bhattacharyya (LE!). — Ibid., Lake Hemkund, 3900 m, 29 VIII 1963, № 29 444, U. C. Bhattacharyya (LE!). — Ibid., 3900 m, 17 VIII, № 29 444, U. C. Bhattacharyya (LE!). — Ibid., «Valley of Flowers, 3500 m, 20 X 1963, № 31 741, M. A. Rau» (LE!). — «Himachal Pradesh. Bashahr, 3500 m, 29 VIII 1964, № 34 409 N. C. Nair» (LE!).

### **Saussurea chrysanthemumoides* (sic!) Chen.

Изучение типа и изотипа *Saussurea chrysanthemumoides* Chen (1935) [typus: «N. W. Yunnan, N. W. Flank of the Likiange Range, 13 000 ft, № 22 357, IX 1922, G. Forrest» (E!, photo LE!), isotypus (US!, photo LE!)] показало, что этот вид идентичен ранее установленному *S. compta* Franch. (1896). [typus: «Setchuen occidentalis, circa Ta-tsien-lou, n° 620, R. P. Soulie» (P!, photo LE!)]. К *S. compta* Franch. близки виды *S. acroura* Cummins (1908) и *S. pteridophylla* Hand.-Mazz. (1936).

Привожу ключ для их разграничения.

CLAVIS ANALYTICA

1. Caulis alatus . . . . . . . . . . . *S. pteridophylla* Hand.-Mazz.
— Caulis non alatus . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
2. Folia subtus glabra vel aspera . . . . . . *S. acroura* Cummins.
— Folia subtus albo-tomentosa . . . . . . . . . . . *S. compta* Franch.

*Saussurea chrysanthemumoides* Chen [1935, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 6 (2) : 97] est vera *S. compta* Franch. [1896, Journ. Bot. Paris 10, 24 : 422]. (E typis!).

*S. acroura* Cummins (1908) et *S. pteridophylla* Hand.-Mazz. (1936) *S. comptae* Franch. (1896) affines sunt. Conf. clavem analyticam.

### *Saussrea clarkei* Hooker f.

Conf. *Saussurea candolleana* (DC.) Sch. Bip.

### * *Saussurea crepidifolia* Turczaninow.

В обработке рода *Saussurea*, выполненной мной для «Флоры СССР» (1962, 27 : 527), я рассматривал этот вид как самостоятельный и отчленял его от близкого, весьма полиморфного таксона *S. alata* DC. Повторное изучение типового материала по *S. crepidifolia* показало, что в нем образцы смешаны. Большинство их относится к *S. alata* DC., меньшая же часть весьма близка к *S. runcinata* DC. Последние образцы по сравнению с типичными характеризуются более слабой перисто-зубчатой надрезанностью края листьев. Однако на тех же образцах попадаются листья с более глубокой рассеченностью края. Н. С. Турчанинов считал свой вид *S. crepidifolia* Turcz. промежуточным между *S. alata* и *S. laciniata*. Декандоль, как я считаю теперь, правильно относил многие образцы *S. crepidifolia* к *S. alata*. Новых полноценных сборов *S. crepidifolia* после авторских я не видел. Таким образом, бóльшая часть типового материала по *S. crepidifolia* Turcz. должна быть отнесена в синонимы к *S. alata* DC. (к ее низкорослой разновидности).

*S. crepidifolia* Turcz. (pro maxima parte) e typo vera *S. alata* DC. est.

### **Saussurea handeliana* Ling.

Этот китайский вид был описан Гандель-Маццетти в 1938 г. под названием *S. modesta* Hand.-Mazz. по небольшому числу образцов Смита. Тип вида снабжен этикеткой: «Sikang. Distr. Kangting (Tachienlu), Tapaoshan, west range, in rupibus calcareis 4500—4700 m. s. m., 20 VIII 1934,

№ 11 273, H. Smith» (UPS!, photo LE!). Автор сравнивал его с *S. ochrochlaena* Hand.-Mazz. и *S. salwinensis* Anthony. Видовой эпитет «modesta» уже ранее использовал ботаник Китамура (Kitamura) для другого японского таксона рода *Saussurea*. Вследствие этого Лин (Ling) в 1949 г. дал *S. modesta* Hand.-Mazz. новый эпитет *Saussurea handeliana* Ling. Ревизия типа *S. modesta* Hand.-Mazz. (=*S. handeliana* Ling) показала, что этот вид был выделен напрасно и его следует отнести в синонимы к описанной тем же автором *S. leptolepis* Hand.-Mazz. из того же района Китая.

Привожу сводку синонимов вида.

*Saussurea leptolepis* Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gottoburg. 12 : 337; Lipschitz, 1968, Novit. System. Plant. Vascul. 1968 : 215. — *Saussurea modesta* Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gottoburg. 12 : 336, non Kitamura 1933. — *S. handeliana* Ling, 1949, Contrib. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping, 6, 2 : 88, nomen.

На незрелых семянках типовых образцов *S. modesta* Hand.-Mazz. поперечная морщинистость, о которой пишет автор, не выражена.

Sententia mea *S. handeliana* Ling (=*S. modesta* Hand.-Mazz., 1938, non Kitamura, 1933) est vera *S. leptolepis* Hand.-Mazz. (e typis!). Contra opinionem cl. auctoris achenia *S. handelianae* non tranverse rugosae sunt.

### ***Saussurea kitamurana*** **Miyabe et Tatewaki.**

Conf. *Saussurea porcellanea* Lipsch.

### ***Saussurea lampsanifolia*** **Franchet.**

В 1888 г. Франше описал из Китая *S. lampsanifolia* [typus: «Yunnan, in silvaticis Tapin-tze, 7 IX 1882, № 604, Delavay». (P!, photo LE!)]. Этот вид, известный лишь по единственному типовому экземпляру, позднее никем не был собран и ни в одной публикации, касающейся соссюрей, не упоминался. Франше не сравнивает установленный им вид с каким-либо другим. Характерным признаком этого вида является форма листа; в нижней части его имеются несколько пар (2—3) боковых лопастинок. Все листья на нижней поверхности ясно беловойлочные. Корзинки на типовом экземпляре неразвитые, по первоописанию Франше около 1 см длины. Среди представителей рода *Saussurea* не столь много видов, обладающих лировидными листьями, т. е. имеющих в нижней части лопасти или лопастинки; это: *S. abnormis* Lipsch., *S. alatipes* Hemsl., *S. dimorphaea* Franch. (ex parte), *S. pallidiceps* Hand.-Mazz. (=*S. eriocephala* Franch.), *S. peduncularis* var. *lobata* (Franch.) Lipsch., *S. morifolia* Chen, *S. mutabilis* Diels и некоторые другие. Из упомянутых видов генетически наиболее близки к *S. lampsanifolia* Franch. только *S. mutabilis* Diels (1905) и *S. morifolia* Chen (1938).

Оба эти вида можно сразу отличить от *S. lampsanifolia* отсутствием на нижней поверхности листа беловойлочного опушения, а также рядом других мелких признаков.

*Saussurea lampsanifolia* Franch. (1888, Journ. Bot. Paris 2, 20 : 357) prope species *S. mutabilis* Diels (1905) et *S. morifolia* Chen (1938) collocanda est, sed ab eis foliis subtus albotomentosis differt. *S. lampsanifolia* Franch. et *S. morifolia* Chen ex materia insufficiente descriptae sunt.

### ***Saussurea leptolepis*** **Handel-Mazzetti.**

Conf. **Saussurea handeliana* Ling.

### ******Saussurea modesta*** **Handel-Mazzetti (non Kitamura).**

Conf. **Saussurea handeliana* Ling.

### ***Saussurea piptathera*** **Edgeworth.**

Conf. **Saussurea candolleana* (DC.) Sch. Bip.

**Saussurea porcellanea** Lipschitz, **S. kitamurana** Miyabe et Tatewaki, **S. tomentosa** Komarov.

Новые материалы, поступившие по упомянутым выше видам, заставили провести критическую ревизию этих трех близких таксонов и несколько изменить их трактовку по сравнению с приведенной мной во «Флоре СССР».

Привожу ключ для определения этих видов.

1. Прикорневые листья с ясно выраженным сердцевидным основанием. Опушение нижней поверхности листьев рыжевато- или желтовато-войлочное, на верхней поверхности обычно оно остается в виде сеточки по жилкам листа . . . . . . . . . *S. porcellanea* Lipsch.

— Прикорневые листья с клиновидным или округлым основанием. Опушение беловойлочное . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.

2. Листочки обертки ясно заостренные, острия часто крючковидно загнутые кнаружи . . . . . . . . . . . . . . . . . . *S. tomentosa* Kom.

— Листочки обертки туповатые, прямостоячие, на верхушке с бородкой из белых волосков . . . *S. kitamurana* Miyabe et Tatewaki.

CLAVIS ANALYTICA SPECIERUM

1. Folia radicalia basi conspicue cordata, omnia subtus rufo-tomentosa, supra vero pube detersibili, ad nervos tantum reticulato-persistente vestita . . . . . . . . . . . . . . *S. porcellanea* Lipsch.

— Folia radicalia basi cuneata vel rotundata, omnia subtus argyreo-tomentosa . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.

2. Involucri phylla acuminata, acuminibus saepe hamato-reflexis . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *S. tomentosa* Kom.

— Involucri phylla obtusiuscula erecta apice barbella albo-pilosa instructa . . . . . . . . . . . . . *S. kitamurana* Miyabe et Tatewaki.

**Saussurea porcellanea** Lipschitz, 1954, Not. System. (Leningrad) 16 : 455 (nomen); Ej. 1962, Fl. URSS, 27 : 431 excl. syn. *S. nivea* Kom. et I. Schischk. — *S. nakaiana* Kom., 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30, 1—2 : 220 tantume descriptione non e typo.

Specimina examinata: 1) Средний Сихотэ-Алинь, Сихотэ-Алиньский гос. заповедник, верховья р. Такемы, гора Шайтан, вересково-лишайниковая нагорная тундра; 14 VIII 1937, № 90. Б. П. Колесников (LE!, 2 листа). 2) Южный Сихотэ-Алинь, альпийская лужайка на вершине сопки Облачной, 1865 м над ур. м., 16 VII 1946, П. Жудова и К. Куркин. (LE!). 3) Там же. Каменные россыпи (1856 м), 10 VII 1959, В. М. Пономаренко (LE!, 2 листа). 4) Там же. 3 VII 1962, № 241, М. Пименов (LE!, 2 листа). 5) Там же. На гольцах, 31 VII 1965, № 10 076. Н. С. Павлова, В. Е. Молотков (LE!). 6) Приморье, хр. Тачин-Чан, гора Китайская в верховьях р. Муладзы, окр. оз. Алексеевского, гольцовый пояс, 13 VII 1967, № 134, М. и Р. Пименовы, Ю. Стефанович (LE!, 2 листа).

**Saussurea tomentosa** Komarov, 1921, Not. System. (Leningrad) 2, 33—34 : 135; Lipschitz, 1962, Fl. URSS, 27 : 430—431; Ej. 1972, Бот. журн. (Ленинград), 57, 6 : 675. — *S. alpicola* Kitam. 1935, Acta Phytotax. et Geobot. 4, 1 : 12; Ej. 1937, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., ser. B, 13 : 207, tab. XXIII, fig. 1, 3; Lipschitz op. cit. (1972) : 675.

Перечень изученных экземпляров см. в моей работе 1972 г. Добавим к ним этикетки новых сборов: 1) Хабаровский край, Бадшальский хребет, верховье р. Герба, высота 1900 м над ур. м., 23 VII 1973, И. И. Иванова, Бойко и др. (LE!). 2) Хабаровский край, Бадшальский хребет, бассейн р. Урми, ключ Ирунгда-Макиш, высота 1300 м над ур. м., 16 VII 1974 (бут.), Е. Н. Здоровьева и И. И. Шаповая (LE!). 3) Амурская обл., Селемджинский район, пос. Экимчан, гора Брюсс, 1768 м над ур. м., 15 VI 1974, И. И. Шаповая и Костин (LE!).

***Saussurea kitamurana*** **Miyabe et Tatewaki**, 1936, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14, 4 : 267, fig. 16; Kitam., 1937, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., ser. B, 13 : 152; Sugawara, 1940, Ill. Fl. Saghal. 4 : 1883, tab. 865; Lipschitz, 1962, Fl. USSR, 27 : 432, tab. 31, fig. 2; Воробьев, 1966, в кн.: Опред. раст. Приморья : 424; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 432; Опред. высш. раст. Сахалина и Курильских островов, 1974 : 314. — *S. nivea* Kom. et I. Schischk., 1926, Not. System. (Leningrad) 6, 1 : 17 non Turczaninow, 1837. — *S. porcellanea* Lipsch. op. cit. 1962 : 431 p. min. p. quoad *S. niveam* Kom. et I. Schischk.

Specimina examinata: 1) Сахалин. Набильский хребет, 5 VIII 1930, № 373, Коркешко (LE!). 2) Сахалин. Высокогорная область горы Лопатина в Восточно-Сахалинском хребте, 1300 м, 16 VIII 1940, А. И. Толмачев (LE!). 3) Средний Сихотэ-Алинь, верховья р. Такемы, Медвежьи Гольцы, гора Каменный столб, щебнистая вересково-лишайниковая нагорная тундра, 22 VIII 1937, № 169, Б. П. Колесников (LE!, 2 листа). 4) Тернейский район, бассейн р. Симгу, истоки р. Амгу, отрог горы Дерсу-Узала, 15 VIII 1967, № 89, Б. П. Колесников (LE!). 5) Хабаровский край, гольцы хр. Тардоки-янина, около 1800 м над ур. м., среди трещин скал, 16 VII 1963, № 25, В. Шага (LE!). 6) Хабаровский край, бассейн р. Хора, водораздел рек Катэн и Кафэн, вершина горы Ко (ок. 2000 м над ур. м.), 24 VIII 1965, П. Г. Горовой, Н. С. Павлова и др. (LE!, 2 листа). 7) Там же, VIII 1968, № 24, Вавренюк (LE!).

Species valde affinis *S. porcellanea* Lipsch. (=*S. nakaianae* quoad descriptionem, non typum) sed differt: foliis basi cuneatis vel subrotundatis (nec cordatis), argyreo-tomentosis (nec rufescenti-tomentosis) et involucri phyllis obtusatis demum glabriusculis.

### **Saussurea pseudoleontodon* Chen et *S. scabrida* Franchet.

В работе 1968 г. я различал как самостоятельные таксоны *S. pseudoleontodon* (1935) и *S. scabrida* (1891). В синонимы к последней я включал *S. leontodon* Dunn (1903) на основании изучения типов. До меня идентичность *S. scabrida* с *S. leontodon* выявил Гандель-Маццетти. Ознакомление с новыми материалами показало, что *S. pseudoleontodon* тоже описана напрасно и должна быть отнесена в синонимы к *S. scabrida*. Приводимые автором признаки отличия *S. pseudoleontodon* от *S. leontodon* (=*S. scabrida*), а именно опушенная обертка, обращенные назад лопасти листьев, полустеблеобъемлющие основания стеблевых листьев, имеются также у *S. scabrida*. Указания на типы всех трех видов приведены в моей упомянутой работе 1968 г.

Новые изученные экземпляры: 1) «Szechuan, Tatsienlu, VIII 1938, № AC 92 McLaren's Collectors» (LE!, dupla ex E., topotypus: *S. scabridae* Franch.). 2) «Si-Kang, Sacred mt. Karwar-kar-boo, Tsawarung, 3500 m, Mountain slope, Under forest, IX 1935, № 66 238, C. W. Wang» (AAH!, photo LE!). 3) «Yunnan, Bai-mar-shan, A-tun-tze, 3400 m, Mountain slope, IX 1935, № 69 406, C. W. Wang» (AAH!, photo LE!). 4) «Ibid., 3500 m, № 69 695, C. W. Wang» (AAH!, photo LE!). 5) «Ibid., 2700 m, № 69 932» (AAH!, photo LE!). 6) «Yunnan, 193?, № 9465, T. T. Yu» (AAH!, photo LE!).

*S. scabrida* Franch. 1891, Bull. Soc. Phil. Paris, sér. 8, 3 : 146; Lipschitz, 1968, Novit. System. Plant. Vascul. 1968 : 228, № 36. — *S. leontodon* Dunn, 1903, Journ. Linn. Soc. Bot. 35 : 509; Lipschitz l. c. № 36. —*S. pseudoleontodon* Chen, 1935, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot., 6, 2 : 99; Lipschitz l. c., № 35.

*S. pseudoleontodon* Chen (1935) est vera *S. scabrida* Franch. (1891) (=*S. leontodon* Dunn, 1903). (E typis!).

### ***Saussurea pulchella*** **(Fischer) Fischer.**

Вид, первоначально описанный как *Heterotrichum pulchellum* Fisch., впоследствии самим автором был перенесен в род *Saussurea*. Считалось, что эту номенклатурную комбинацию сделал Декандоль в «Prodromus» (1838) на основании письменного сообщения Фишера. Однако выяснилось, что еще в 1834 г., т. е. на четыре года ранее, диагноз *S. pulchella* Fisch. со ссылкой на манускрипт автора был приведен итальянцем Колла (Colla). Таким образом, правильная сводка главных литературных цитат этого вида должна иметь следующий вид: *Saussurea pulchella* (Fisch.) Fisch. in Colla, 1834, Herbar. Pedemont. 3 : 234. — *S. pulchella* (Fisch.) Fisch. in DC. Prodromus 1838, 6 : 537; Lipschitz, 1962, Fl. URSS, 27 : 522. — *Heterotrichum pulchellum* Fisch., 1812, Mém. Soc. Natur. Moscou 3 : 71.

Combinatio *Saussureae pulchellae* (Fischer) Fischer (=*Heterotrichum pulchellum* Fischer) primum in libero Colla Herbar. Pedemont. 1834, 3 : 234, non in Prodromo Candolleano 1838, 6 : 537, allata est.

### **Saussurea saligniformis* Handel-Mazzetti.

В 1936 г. Гандель-Маццетти описал из секции *Corymbiferae* новый китайский вид *S. saligniformis* Hand.-Mazz. Он сравнивает вновь установленный вид с *S. thibetica* Franch. (как поздний омоним она была переименована им в *S. polycephala* Hand.-Mazz.) и с *S. saligna* Franch. Тип (typus) *S. saligniformis* Hand.-Mazz. представлен образцами, имеющими этикетку: «Prov. Yünnan bor.-occid., In lateris occid. montis Piepun ad austro-orient. pagi Dschungdien («Chungtien»), 10 VIII 1914, № 4653, H. Handel-Mazzetti» (W!, photo LE!). Для этого вида характерны сидячие корзинки на тонких цветоножках, собранные в рыхлые щитки, слагающие общее метельчатое соцветие. (На типовых экземплярах корзинки в фазе бутонов). Этот вид описан излишне и, на мой взгляд, должен быть отнесен в синонимы к ранее выделенной *S. dolichopoda* Diels. Тип (typus) последнего имеет этикетку «China, Prov. Hupeh, № 6481, A. Henry» (K!, photo LE!); isotypus (AAH!, photo LE!).

Л. Дильс неудачно сравнил *S. dolichopoda* с *S. jacea* (Klotzsch) Clarke, с которой, как мне представляется, она генетически не связана.

В 1936 г. Гандель-Маццетти описал еще один вид *S. wilsoniana* Hand.-Mazz. Тип (typus) его имеет этикетку: «W.-Hubei, VIII 1901, № 2553, Wilson, Veitch. Exp.» (W!, photo LE!). Впоследствии сам автор вида «закрыл» его и отнес *S. wilsoniana* Hand.-Mazz. в синонимы к *S. dolichopoda* Diels.

Таким образом, сводка литературных цитат всех трех идентичных видов такова: *Saussurea dolichopoda* Diels, 1901, Bot. Jahrb. Syst., 29 : 623; Hand.-Mazz., 1937, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem, 13 : 643. — *S. saligniformis* Hand.-Mazz., 1936, Symb. Sin., 7, 4 : 1147, Taf. 16, Abb. 15. — *S. wilsoniana* Hand.-Mazz., op. cit., 1936 : 1148; ejusd., 1937, op. cit. : 643.

Листья *S. dolichopoda* сильно варьируют по форме, величине и характеру края.

*Saussurea saligniformis* Hand.-Mazz. (1936) est vera *S. dolichopoda* Diels (1901) incl. *S. wilsoniana* Hand.-Mazz. (1936). Speciei folia valde variabilia sunt.

### *Saussurea scabrida* Franchet.

Conf.* *Saussurea pseudoleontodon* Chen.

### **Saussurea sungpanensis* Handel-Mazzetti.

Гандель-Маццетти, описывая новый китайский вид *S. sungpanensis* Hand.-Mazz., сравнивает его не с тем таксоном, с которым следует сближать. Вместо того чтобы сблизить его с *S. leontodontoides* (DC.) Sch. Bip., автор считает *S. sungpanensis* сходным с *S. subulisquama* Hand.-Mazz. Тип (typus) *S. sungpanensis* Hand.-Mazz. снабжен этикеткой: «Szechuan bor.: Hsioeh-shan, in prato alpino, 3600—3900 m, 11 VIII 1922, № 3413, H. Smith» (W!, photo LE!); isotypus (GB!, photo LE!).

Тщательное сравнение *S. sungpanensis* с многочисленными образцами *S. leontodontoides*, а также с фотографией типа этого вида, любезно присланной из Женевского гербария Декандоля, не обнаружило никаких существенных различий между этими двумя таксонами. Поэтому я их объединяю.

Необходимо отметить, что размеры корзинок у *S. leontodontoides* сильно варьируют по величине; они бывают от 0.8 до 2.5 см в диаметре. Создается впечатление, что экземпляры с крупными корзинками выросли на богатой перегноем почве. (Фотография обветшавшего типа вида, присланного из Женевы, на котором корзинка частично съедена насекомыми, показывает, что она довольно крупного размера). Растения бывают с одной или двумя корзинками. Сильно варьируют также листья (форма и размеры сегментов, число их пар). Большей частью у *S. leontodontoides* верхняя поверхность листьев шероховатая от многочисленных жестких волосков; иногда позднее она становится голой.

*Saussurea leontodontoides* (DC.). Sch. Bip. 1846, Linnaea 19 : 330; Lipschitz, 1968, Novit. System. Plant. Vascul. 1968 : 220—221. — *Aplotaxis leontodontoides* DC., 1838, Prodr. 6 : 539. — *S. kunthiana* Clarke, 1876, Compos. Ind. : 225; Hock. f. 1881, Fl. Brit. Ind. 3 : 369, p. p., excl. var. *major* Hook. f. — *S. leontodontoides* (DC.). Hand.-Mazz. 1936, Symb. Sin. 7, 4 : 1155 quoad nomen. — *S. sungpanensis* Hand.-Mazz., 1938, Acta Horti Gottoburg. 12 : 328, fig. 6c; Lipschitz, 1968, op. cit. : 223.

*Saussurea sungpanensis* Hand.-Mazz. (1938) speciei *S. leontodontoides* (DC.) Sch. Bip. (1846) identica est.

### ***Saussurea subacaulis*** **(Ledebour) Sergievskaja.**

Как я выяснил раньше (Lipschitz, 1967) Animadv. System. Herbar. Univ. Tomskensis № 84 : 26, вид рода *Saussurea*, принимавшийся отечественными ботаниками за *S. pricei* auct. Fl. URSS non N. D. Simpson (1913), должен называться *S. subacaulis* (Ledeb.) Serg. 1941, Animadv. System. Herbar. Univ. Tomskensis, № 2 : 4.

Так как тип разновидности *S. alpina* β *subacaulis* Ledeb., на которой основана номенклатурная комбинация Л. П. Сергиевской, утерян, я избираю неотип.

Neotypus *S. subacaulis* (Ledeb.) Serg.: «Алтай, Ойротия, Курайский хребет, река Шкедерек, 14 VIII 1931, Г. П. Сумневич». [Altai, jugum Kuraiskij, 14 VIII 1931, G. Sumnevicz] (LE!).

### ***Saussurea tenella*** **Ling.**

Сравнение фотографии типа *S. tenella* Ling, присланного из Пекина, с типом и изотипами *S. komarnitzkii* Lipsch., как мне кажется, позволяет считать *S. tenella* ювенильной формой последнего.

Тип (typus) *S. tenella* снабжен этикеткой «Schensi, Taipaishan, près de Schangyaihai, 5 VIII 1938, № 2984, T. N. Liou et P. C. Tsoong» (PE, photo LE!); тип: *S. komarnitzkii* Lipsch. : «Plants of Kweichow province. Ching-Shan, 2100 m, 5 X 1931, № 647, A. N. Steward, C. Y. Chiao, H. C. Cheo» (LE!); isotypi (US!, photo LE!; AAH!, photo LE!).

Сделанное мной в первоописании сравнение *S. komarnitzkii* Lipsch. с *S. broussonetifolia* Chen и *S. morifolia* Chen ошибочно. Вид генетически близок к *S. dimorphaea* Franch.

*Saussurea tenella* Ling, 1949, Contrib. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 85—86, est planta juvenilis *S. komarnitzkii* Lipsch., 1954, Bull. Moskow. Obstsch. Ispit. Prir., Otd. biol., 59, 6 : 81.

### ****Saussurea tenuicaulis*** **Ling.**

*S. tenuicaulis* Ling [изотип (isotypus): «Kokonor, Mungyuanghsien, prairies sur les coteaux, alt. 2150 m, Pankuszu, environs de Mataokou, 2 IX, 1936, № 6930, K. M. Liou «(PE, photo LE!)], правильно отнесенная автором к секции (в моем понимании — к подроду) *Theodorea*, представляет собой юную и угнетенную форму *S. amara* (L.) DC. (включая в нее *S. glomerata* Poir.). *S. amara* обладает исключительным полиморфизмом по высоте стебля, форме и размеру листьев, рассеченности их края, характеру корзинок и т. п.

*S. tenuicaulis* Ling (Contrib. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 1949, 6, 2 : 66) est tantum forma juvenilis et depauperata *S. amarae* (L.) DC. (incl. *S. glomerata* Poir.).

### *Saussurea tomentosa* Komarov.

Conf. *Saussurea porcellanea* Lipsch.

### **Saussurea tsinlingensis* Handel-Mazzetti.

Описание сначала дано по неполным образцам Лицента (E. Licent), а затем оно исправлено и дополнено на основании изучения образцов Жиральди (G. Giraldi). Ознакомление с этими оригинальными образцами и сравнение их с подлинниками *S. flexuosa* Franch., особенно с ее разновидностью var. *penicillata* Franch. (из Сычуани), привело меня к заключению о тождественности обоих таксонов.

*S. tsinlingensis* Hand.-Mazz. [1936, Oesterr. Botan. Zeitschr. 85 : 223; Ej., 1937, Notizbl. Bot. Gart. Berlin—Dahlem, 13 : 646, descr. corr.; Ling, 1949, Contrib. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 71; Hu, 1968, Quart. Journ. Taiwan Mus. 21, 1—2 : 20] est vera *S. flexuosa* Franch. [1894, Journ. Bot. Paris 8, 20 : 341 (incl. var. *penicillata* Franch. op. cit. : 342)].

Typus *S. tsinlingensis* Hand.-Mazz.: «Shensi centr., Tsinling, 22 VIII 1916, № 2742, E. Licent» P!, photo LE!); typi fragmentum (V!, photo LE!).

Specimina examinata: «Shensi settentr., prima zona ed alle Talde del monte Thae-pei-san, 10—20 VIII 1894, № 306, G. Giraldi» (FI!, photo LE!).

### *S. vestita* Franchet и *S. vestitiformis* Handel-Mazzetti.

Изучение образцов синтипа *S. vestita* Franch., имеющих этикетку «Yun-nan, Col de Hee-chan-men, № 2145, Delavay» показало, что левый экземпляр (с крылатым стеблем) схож с *S. peduncularis* β *diversifolia* Franch. (1888). Вероятнее всего, этот экземпляр был наклеен на гербарный лист *S. vestita* вследствие путаницы. По-видимому, только из-за этого Франше в диагнозе *S. vestita* Franch. указал для последней «крылатый стебель». Второй экземпляр синтипа снабжен простым (бескрылым) стеблем.

*S. vestitiformis* Hand.-Mazz. (1937), по мнению автора вида, отличается от *S. vestita* бескрылым стеблем и туповатыми листочками обертки. На основании изучения типа к этому можно добавить и наличие более рыхлого соцветия. При дальнейшем исследовании *S. vestitiformis* Hand.-Mazz., по-видимому, окажется идентичной *S. vestita* Franch.

Ut videtur *Saussurea vestitiformis* Hand.-Mazz. *S. vestitae* Franch. identica est.

### *Saussurea vestitiformis* Handel-Mazzeti.

Conf. *Saussurea vestita* Franch.

### *Saussurea weberi Hultén.

Описанная из Колорадо (США) Э. Хультеном *S. weberi* Hult. [1959, Svensk Bot. Tidskr. 53, 3 : 202, fig. 1 (p. 201)] после ознакомления с перечисленными ниже образцами, любезно присланными нам из Гербария университета в Колорадо, оказалась идентичной *S. densa* (Hook.) Rydb. Тип вида снабжен следующей этикеткой: «Colorado, Park Co., Mt. Lincoln, 14 297 ft, 14 VIII 1905, Huestis» (COCO). Мной изучены образцы, имеющие этикетки: «Colorado, Summit Co., steep tundra slope between talus slides north side Hoosier Ridge, 12 400 ft, 31 VIII 1948, № 4448, W. A. Weber and A. Thornburg» (COCO! photo LE!); «Colorado, Tundra, on se slope of Mt. Lincoln, ca. 12800 ft, 28 VII 1951, n° 4254, C. William, T. Penland», teste E. Hultén (COCO!, photo LE!). Последний гербарный лист может считаться топотипом.

Sententia mea, *S. weberi* Hult. est vera *S. densa* (Hook.) Rydb., 1910 [Bull. Torr. Botan. Club. 37 : 541. — *S. alpina* β. *densa* Hook., 1833, Fl. bor.-amer. 1 : 303. — *S. alpina Ledebouri* A. Gray, 1884, Syn. Fl. North Amer. 1, 2 : 397. — *S. nuda* var. *densa* (Hook.) Hult., 1950, Fl. Alaska a. Yukon 10 : 1627].

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 V 1976.

---

*УДК 582 : 582.683.2*

**В. В. Бочанцева**

# ЗАБЫТЫЙ ВИД *CRAMBE CASPICA* HABLIZL *(CRUCIFERAE)*

## V. V. BOCZANTZEVA. NEGLECTED SPECIES *CRAMBE CASPICA* HABLIZL (*CRUCIFERAE*)

В гербарии Ботанического института АН СССР был найден тип *Crambe caspica* Hablizl. Этот вид, описанный в 1783 г. из Ирана, с гор провинции Гилян, впоследствии был забыт исследователями. Спустя почти четыре десятилетия, в 1821 г., Декандоль вновь описал тот же самый вид по сборам другого коллектора как *Alyssum gnaphaloides* DC. Позднее, в 1867 г., это растение было выделено в особый род *Physoptychis* Boiss. С этого времени в работах, касающихся флоры Ирана и прилежащих территорий, исследуемое растение фигурирует как *Ph. gnaphaloides* (DC.) Boiss. Однако приоритетным названием рассматриваемого вида должно быть *Ph. caspica* (Hablizl) V. Bocz.

**Physoptychis caspica (Hablizl) V. Boczantzeva** comb. nov. — *Crambe caspica* Hablizl, 1783, Bemerk. persisch. Landsch. Gilan : 63; ejusd. 1783, Neue Nord. Beitr. 4 : 63; ejusd. 1784, in S. G. Gmelin, Reise Russl. 4 : 184. — *Alyssum gnaphaloides* DC. 1821, Reg. Veget. Syst. Nat. 2 : 311. — *Vesicaria gnaphaloides* (DC.) Boiss. 1842, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2, 17 : 161. — *Physoptychis gnaphaloides* (DC.) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 260; O. E. Schulz, 1936, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl., 17b : 488; Н. А. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 363; А. А. Гроссгейм, 1950, Фл. Кавказа, изд. 2, 4 : 210, табл. 23, 12; Cullen, 1965, in: Davis, Fl. Turkey 1 : 356; Cullen and Dudley, 1965, Feddes Repert. 71, 1—3 : 223; Аветисян, 1966, Фл. Армении, 5 : 184, табл. 81; Rechinger, 1968, Fl. Iranica, 57 : 140, tab. 12, fig. 1, 2.

Тип: Gilan, in cacumine alpium Samamisic (arum), fr., 10—13 VIII 1774, C. Gablizl (LE).

Распространение: Ирак, Иран, СССР (Южн. Закавказье).

В род *Physoptychis* Boiss., помимо *Ph. caspica* (Hablizl) V. Bocz., входит еще один вид — *Ph. haussknechtii* Bornm., произрастающий в Турции.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 26 I 1976.

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 582.736

**В. В. Бочанцева**

# ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ДВУХ КУСТАРНИКОВ ИЗ СЕМ. *LEGUMINOSAE*

V. V. BOCZANTZEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF TWO SHRUBS FROM THE FAMILY *LEGUMINOSAE*

В 1974 г. в природных местообитаниях были собраны семена *Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f. и *Keyserlingia griffithii* (Stocks) Bunge — кустарников из сем. бобовых, распространенных в СССР на крайне ограниченной территории в Киргизской ССР, в бассейне р. Нарын. Кроме того, первый вид встречается в Китае (Кашгария), а второй — в Афганистане и Иране.

Семена удалось прорастить в лабораторных условиях, в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при температуре 23—25°. Кончики корней проростков фиксировались в смеси Навашина с последующей обработкой по обычной цитологической методике. Микротомные срезы толщиной 12—14 мкм окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну. Подсчет чисел хромосом производился в клетках меристемы корней при увеличении 10×90 с масляной иммерсией в микроскопе МБИ-1. В результате исследования впервые установлены числа хромосом этих редких растений.

1. *Ammopiptanthus nanus*, 2n=18.

Гербарный экземпляр: Киргизия, хр. Молдотау, горы Кавактау. Сай Кызылкоо между рудником Минкуш и устьем р. Минкуш. Красные песчаники, 10 VIII 1974, n° 254, В. П. Бочанцев (LE).

2. *Keyserlingia griffithii* (*Sophora korolkowii* Koehne) 2n=18.

Гербарный экземпляр: Киргизия, правый берег р. Нарын, в 24 км от г. Таш-Кумыр вверх по реке. Каменистые склоны у кишл. Разан, 28 VII 1974, n° 110, В. П. Бочанцев (LE).

Ленинградский
государственный университет.

Получено 22 I 1976.

---

УДК 581.9 : 576.16 : 581.526 : 425 (-18) (47)

**В. А. Мартыненко**

# ГРАНИЦЫ НЕМОРАЛЬНЫХ ВИДОВ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

W. A. MARTYNENKO. THE BOUNDERIES OF NEMORAL SPECIES IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Рассматривается распространение около 30 европейских неморальных видов в таежной зоне между реками Онегой и Печорой. Отмечены виды, широко распространенные по всей территории до северных пределов таежной зоны (*Daphne mezereum* L.); виды, имеющие здесь северные границы, проходящие в южных частях бассейнов Онеги и Северной Двины (*Pulmonaria obscura* Dum.); виды, у которых северо-восточные границы расположены по Северной Двине и Вычегде, иногда — по ее притоку Сысоле (*Tilia cordata* Mill.). Причиной различного распределения видов являются не только современные климатические условия, но и неодновременное проникновение их на северо-восток Европы.

В таежной зоне европейского северо-востока, на территории между реками Онегой и Печорой, располагаются северные и северо-восточные границы распространения около 30 видов европейского неморального комплекса, характерного для более южных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Два вида относятся к деревьям, четыре — к кустарникам, остальные — к многолетним травам.

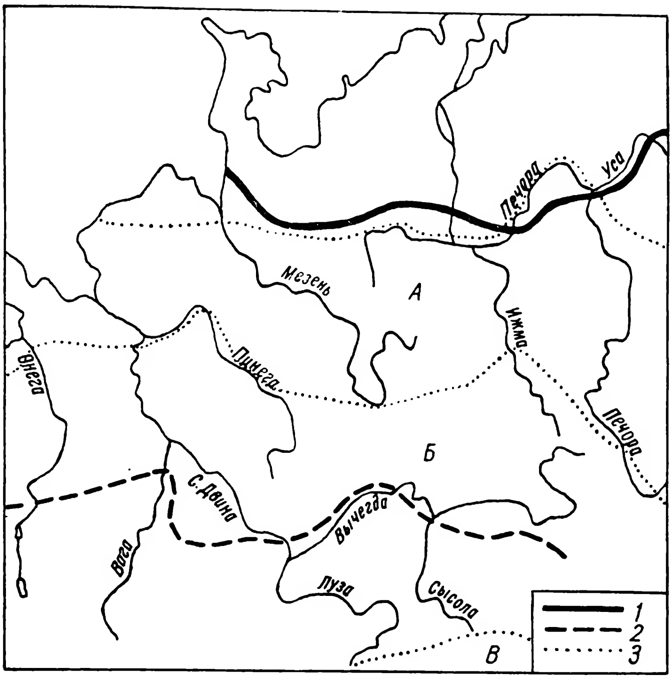


Рис. 1. Северные границы неморальных видов.

1 — *Daphne mezereum* L.; 2 — *Pulmonaria obscura* Dum.; 3 — границы подзон тайги: *А* — северная, *Б* — средняя, *В* — южная тайга.

До северных пределов таежной зоны распространены довольно часто встречающиеся *Carex digitata* L., *Stellaria holostea* L., *S. nemorum* L., *Actaea spicata* L., *Daphne mezereum* L. (рис. 1). В подзонах южной и средней тайги они произрастают в луговых сообществах, в травянистых хвойно-мелколиственных и мелколиственных лесах речных долин и дренированных участков водоразделов с более богатыми почвами. В подзоне северной тайги и в лесотундре (р. Уса) эти виды строго приурочены к поймам рек и береговым обнажениям. До рек Пинеги, Ухты, верховьев Вычегды заходит на северо-восток *Carex pediformis* ssp. *rhizodes* (Blytt ex Meinsh.) Lindb., которая отмечается там на обнажениях карбонатных пород. Южнее указанных местонахождений вид обычно встречается в ельниках. Северо-восточные пункты, в которых найдена *Carex ornithopoda* Willd., располагаются также на известняках и гипсах рек Сояны, Полты, Сотки, Пинеги, Цильмы, Мылы, Печорской Пижмы.

Остальные европейские неморальные виды севернее подзоны средней тайги почти не заходят. Границы некоторых из них имеют здесь сходные очертания. Например, северные пределы *Asarum europaeum* L., *Geum urbanum* L., *Pulmonaria obscura* Dum. и *Ajuga reptans* L. располагаются между верхним течением Онеги и Вагой, далее по рекам Устье, Вычегде, Северной Кельтме или верхнему течению Печоры (рис. 1.) К северу от проведенной линии имеются отдельные местонахождения *Asarum* — на Беломорско-Кулойском плато и Мезени, *Geum* — на Пинеге и по Северной железной дороге, *Ajuga* — в Архангельске. На территории между верхней Онегой и Сысолой находятся также самые северные точки произрастания *Ulmus laevis* Pall.: по рекам Ваге, Устье, Северной Двине, Вычегде (Яренск), Лузе, в верховьях Сысолы. Только в подзоне южной тайги и в прилегающих к ней районах средней тайги отмечен *Sambucus racemosa* L.

Сведения о границе распространения *Tilia cordata* Mill. между Онегой и Печорой имеются в работах И. А. Перфильева (1936), В. Н. Сука-

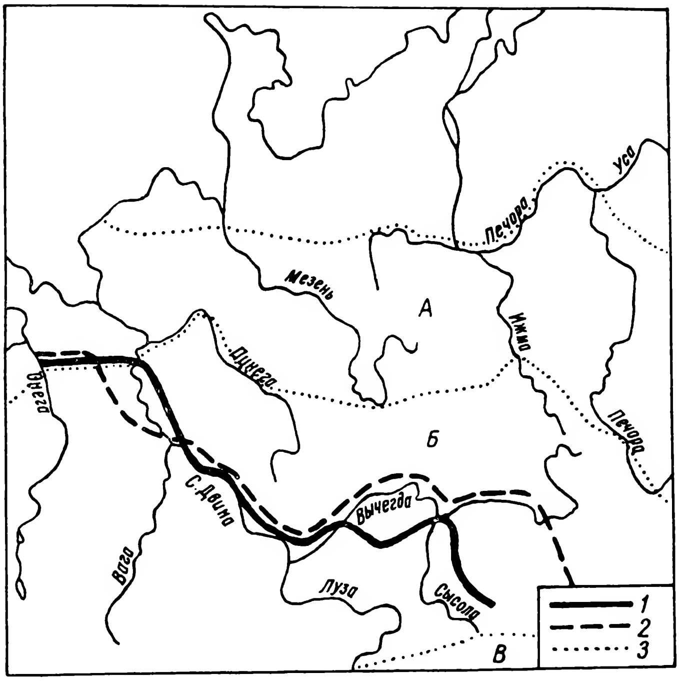


Рис. 2. Северо-восточные границы неморальных видов.

1 — *Tilia cordata* Mill.; 2 — *Viburnum opulus* L.; 3 — границы подзон тайги: А—В — то же, что на рис. 1.

чева (1938), В. М. Болотовой (1953) и других авторов. Новые данные, полученные ботаниками Коми филиала АН СССР и Ленинградского университета при выполнении темы «Флора северо-востока европейской части СССР», позволяют уточнить некоторые участки границы липы мелколистной (рис. 2). В частности, она найдена севернее, чем прежде, на р. Онеге; новые местонахождения отмечены на Северной Двине, в старых сборах обнаружен экземпляр из района нижнего течения р. Вычегды (дер. Шудина). У пределов распространения липа встречается в виде кустарника или тонкого невысокого деревца. В поймах рек и в городских посадках при отсутствии затенения она достигает нормальных размеров, цветет и плодоносит. Строгой приуроченности к речным долинам *Tilia cordata* на данной территории не обнаруживает. Ее спутниками являются *Daphne mezereum*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Ajuga reptans* и другие виды европейского неморального комплекса.

Граница распространения *Viburnum opulus* L. на значительном протяжении почти повторяет границу липы, однако калина несколько дальше продвигается на восток, как по Вычегде, так и южнее ее (рис. 2). В западной части рассматриваемой территории пределы произрастания *Lonicera xylosteum* L. и *Humulus lupulus* L. достигают Пинеги, бассейна Мезени, а на востоке четко приурочены к Вычегде. Примерно такая же картина распространения у *Viola mirabilis* L., ее крайние северо-восточные точки располагаются на Беломорско-Кулойском плато, Пинеге, Северной Двине, Вычегде и обособленно на выходах карбонатных пород Ухты и верхнего течения Ижмы.

Северная Двина и Вычегда являются северо-восточными границами встречаемости таких сравнительно редких видов, как *Ficaria verna* Huds., *Primula veris* L., *Gentiana cruciata* L., *Stachys sylvatica* L. Редкое нахождение многих из них объясняется ранним цветением и увяданием — до начала периода основных полевых работ ботаников. Так, в детально изученных во флористическом отношении окрестностях г. Сыктывкара весной недавно была обнаружена *Primula veris* (находка С. Яновского и

А. Малафеева). Этим же, вероятно, объясняется небольшое число сборов *Anemone ranunculoides* L., *Corydalis halleri* Willd., которые изредка отмечаются на Беломорско-Кулойском плато и в бассейне Печоры, а также на юге рассматриваемой территории.

Анализируя распределение европейских неморальных видов в таежной зоне европейского северо-востока, можно выделить три типа их распространения: 1) виды, встречающиеся по всей таежной зоне до ее северных пределов (*Daphne mezereum*); 2) виды, северная граница которых проходит от верхнего течения Онеги до Ваги, далее до Северной Двины и по Вычегде или даже по верхнему течению Печоры (*Ajuga reptans*); 3) виды с северо-восточной границей, проходящей в основном по Северной Двине и Вычегде (*Viburnum opulus*) или на восточном отрезке по ее притоку Сысоле (*Tilia cordata*).

Возможно, что проникновение на северо-восток Европы широко распространенных и ограниченных определенными рубежами неморальных видов не было одновременным. Первые появились на данной территории, вероятно, еще в плейстоцене, в один из теплых периодов межледниковья (Лавров, 1970) в составе широколиственных лесов, доходивших в то время до Вычегды и Средней Печоры. Наступившее похолодание ухудшило условия существования неморальных видов, однако некоторые из них были ассимилированы наступающей с востока темнохвойной тайгой и в дальнейшем мигрировали в составе таежного флористического комплекса. Этим объясняется их современное широкое распространение в пределах всей таежной зоны между Онегой и Печорой. Виды, северо-восточные и северные рубежи которых располагаются в южных частях бассейнов Онеги и Северной Двины или только в бассейне Северной Двины, по-видимому, существуют здесь со времени послеледникового климатического оптимума, когда широколиственные и хвойно-широколиственные леса с теплолюбивыми травянистыми спутниками продвигались далеко на север (Толмачев, 1954; Миняев, 1957; Горчаковский, 1963; Цвелев, 1974, и др.), особенно по долинам рек Северной Двины, Пинеги (Юдин, 1963; Сабуров, 1972) и даже Печоры (Игошина, 1964). Исчезновению их к северо-востоку от линии Северная Двина—Вычегда способствовали ухудшение климата в позднем голоцене, а возможно, и послеледниковые трансгрессии (Плешивцева, 1970; Цвелев, 1974) в бассейнах Мезени и Печоры, носившие как раз долинный характер (Люткевич, 1935; Генералов и др., 1970).

## ЛИТЕРАТУРА

Болотова В. М. (1953). Распространение и условия произрастания липы сердцевидной в Коми АССР. Тр. Коми ФАН СССР, 1. — Генералов П. П., И. Л. Кузин, И. Л. Зайцев, Р. Б. Крапивнер. (1970). Основные черты палеогеографии Печорской низменности и бассейна нижней Оби в новейшее время. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.—Горчаковский П. Л. (1963). Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. Материалы по истории флоры и растительности СССР, 4. — Игошина К. Н. (1964). Растительность Урала. Геоботаника, 16, Растительность СССР и зарубежных стран. — Лавров А. С. (1970). Четвертичные отложения бассейнов рек средней Печоры и Вычегды. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое, Л.—Люткевич Е. А. (1935). К истории водораздела Вычегды и Мезени. Изв. Гос. геогр. общ., 67, 4. — Миняев Н. А. (1957). История формирования флоры северо-запада европейской части СССР. Тез. докл. II делег. съезда ВБО, 7. — Перфильев И. А. (1936). Флора Северного Края, 2. — Плешивцева Э. С. (1970). Основные этапы истории растительности побережья Двинской губы Белого моря в период бореальной и позднеледниковых морских трансгрессий. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л. — Сабуров Д. Н. (1972). Леса Пинеги. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Цвелев Н. Н. (1974). Сем. *Gramineae* Juss. Флора северо-востока европейской части СССР, I. — Юдин Ю. П. (1963). Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР. Материалы по истории флоры и растительности СССР, 4.

Коми филиал АН СССР,
Институт биологии.

Получено 24 II 1976.

УДК 581.527.7 : 625.1/.5 (474.3)

А. А. Шулц

# АДВЕНТИВНАЯ ФЛОРА НА ТЕРРИТОРИИ ЖЕЛЕЗНОДОРОЖНЫХ УЗЛОВ г. РИГИ

## A. A. SCHULTZ. ADVENTIVE FLORA ON THE TERRITORY OF RIGA RAILWAY JUNCTIONS

В 1960—1975 гг. автор проводил регулярные исследования адвентивной флоры железнодорожных узлов г. Риги. Всего обнаружено 125 адвентивных видов растений (без археофитов), среди которых только 34 должны рассматриваться как полностью натурализировавшиеся (неофиты), из остальных видов большинство неспособно генеративно размножаться (эфемерофиты). Некоторые из них сохраняются как многолетники, в отношении других видов пока еще не известно, смогут ли они противостоять крайне неблагоприятным для них условиям местного климата.

В Латвии некоторые адвентивные виды указаны уже в ранних флористических публикациях, например, у Фишера (Fischer, 1778, 1784, 1791), в частности для г. Риги адвентивные виды отмечены Хеугелем (Heugel, 1851, 1859), Бузе (Buhse, 1870, 1872), Дирке и Бузе (Diercke, Buhse, 1870) и рядом других ботаников. Как известно, в XIX в. интенсивный занос сорняков в Ригу происходил при заходе пароходов с балластовым материалом в виде песка, который выгружался в окрестностях Рижского порта. Занос такого рода, конечно, происходил и раньше, но первые сведения о находках «балластовых» растений в Риге относятся к 1825 г.

Особенно усилился занос с открытием железнодорожного сообщения. Первая железнодорожная линия Рига—Даугавпилс была построена в 1861 г., линия Рига—Елгава — в 1868, Рига—Тукумс — в 1877, Рига—Псков — в 1889 г.

Железнодорожная сеть быстро развивалась и в пределах г. Риги. Вначале обмен товарами был сосредоточен на пассажирской станции, но позже, в 1903 г., были построены для этой цели ж.-д. узлы Рига-Крастс (Рига-Набережная) и Рига-Пречу (Рига-Товарная). В 1911 г. был создан третий важный ж.-д. узел Шкиротава (бывш. Гетлиньпурвс), где производились разгрузка прибывших, а также комплектование новых товарных составов. Именно через территории последних трех ж.-д. узлов как раньше, так и теперь происходит особенно интенсивный занос адвентивных видов.

Главным перевозимым товаром было зерно, которое на поездах доставлялось в Ригу из восточной и юго-восточной Европы, очищалось в элеваторах, просушивалось и на пароходах отправлялось дальше. С этим зерном были занесены с востока и семена разных сорняков.

Исследованиями флоры железных дорог Риги с 1894 г. занимался К. Купфер, в 1906—1913 гг. — В. Ротерт (он изучал только растения на ж.-д. узле Рига-Товарная), в 1924—1932 гг. — В. Мюленбах.

Позже, до 1960 г., систематические исследования адвентивной флоры ж.-д. узлов Риги не проводились. В 1960—1975 гг. автор настоящей статьи провел многократное и систематическое обследование всех ж.-д. узлов и соединяющих их путей и качественный и количественный учет адвентивной флоры, обращая особое внимание на устойчивость отдельных видов и их репродукцию. Многие неофиты (в понимании Теллунга— Thellung 1918/1919), занесенные в прошлом веке или раньше, приобрели полную устойчивость и широко распространились на железных дорогах. Таковыми являются: *Amaranthus retroflexus* L., *A. albus* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Carduus nutans* L., *Centaurea rhenana* Bor., *Corispermum hyssopifolium* L., *Diplotaxis muralis* (L.) DC., *D. tenuifolia* (L.) DC., *Erigeron canadensis* L., *Galinsoga parviflora* Cav., *Lactuca serriola* Torn., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter, *Onagra biennis* (L.) Scop., *Rumex confertus* Willd., *Chaenorrhinum minus*

(L.) Lange, *Salsola pseudotragus* (G. Beck) Iljin (*S. pestifer* Nelson), *Saponaria officinalis* L., *Sisymbrium loeselii* L., *S. altissimum* L.

Кроме того, более локально распространены следующие неофиты: *Alopecurus pratensis* L., *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl, *Bunias orientalis* L., *Carduus acanthoides* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz, *Erysimum hieraciifolium* L., *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *Lolium perenne* L., *L. multiflorum* Lam., *Medicago sativa* L., *Potentilla intermedia* L., *Senecio vernalis* L. Найден только один экземпляр неофита *Vicia villosa* Roth, являющийся широко распространенным полевым сорняком.

Гораздо больше обнаружено видов, которые пока следует рассматривать как неустойчивые (эфемерофиты) или как частично устойчивые (эпойкофиты). К первым относятся виды, неспособные давать созревшие семена даже в годы с обычными погодными условиями. Ко вторым принадлежат виды, которые при обычных погодных условиях нормально развиваются и размножаются, однако они неспособны выдержать (или о них еще не известно, смогут ли они выдержать) крайне неблагоприятные погодные условия отдельных лет (бесснежную зиму, особенно сильные морозы, необычно короткий вегетационный период).

На ж.-д. узлах Риги, особенно в Шкиротаве, в 1960—1975 гг. обнаружены следующие эпойкофиты и эфемерофиты.

### *Poaceae*

*Agropyron cristatum* (L.) Beauv. ssp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel. — в Шкиротаве на месте мытья вагонов 2 VIII 1973 найдено 2, а 6 VIII 1975 — 9 отдельно растущих экземпляров с созревшими семенами. В 1974 г. генеративная репродукция не наблюдалась. Эфемерофит.

*Bromus squarrosus* L. — по сравнению с данными Мюленбаха (Mühlenbach, 1932) теперь встречается гораздо реже: в 1960 г. найдено 2, а в 1961 — 1 экз. в Шкиротаве. Эфемерофит.

*Anisantha rubens* (L.) Nevski — в 1960 г. найден 1 экз. в Шкиротаве на месте мытья вагонов. На основе этой находки отмечен во «Флоре Европейской части СССР», 1974 (т. I : 185). Эфемерофит.

*Alopecurus myosuroides* Huds. (*A. agrestis* L.) — в Шкиротаве в июле 1973 г. на ж.-д. путях найден сильно кустистый цветущий экземпляр со зрелыми семенами. После самосева в следующем году на данном месте репродукция отсутствовала. Эфемерофит или эпойкофит.

*Panicum miliaceum* L. — одиночные экземпляры мы ежегодно находили в Шкиротаве, главным образом на местах мытья товарных вагонов. Эфемерофит.

*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. ssp. *spiralis* (Vasing.) Tzvel. — 1 экз. высотой около 70 см найден в Шкиротаве осенью 1973 г. со зрелыми семенами. Эфемерофит.

### *Alliaceae*

*Allium angulosum* L. — небольшая группа растений в 1960 г. найдена в Шкиротаве, 1 экз. — в 1962 г. на ст. Рига-Товарная. Генеративная репродукция до 1970 г. не наблюдалась, но растение как многолетнее ежегодно возобновлялось на том же месте. Виды подобной устойчивости автор называет эфемерофитами-многолетниками.

*A. senescens* L. ssp. *montanum* (F. W. Schmidt) Holub — в 1962 г. один куст найден в Шкиротаве. После 4-летних наблюдений генеративная репродукция не установлена, но куст вегетативно размножался, образуя новые луковицы. Эфемерофит-многолетник.

### *Polygonaceae*

*Rumex stenophyllus* Ledeb. — 2 экз. в 1967 г. найдены на территории ж.-д. узла Рига-Набережная. Эфемерофит-многолетник.

*Polygonum argyrocoleon* Steud. — в 1964 г. найден 1 экз. в Шкиротаве на месте мытья вагонов. Эфемерофит.

*P. bordzilowskii* Klok. (*P. gracilius* (Ledeb.) Klok.) — в 1966 г. найден в Шкиротаве на том же месте. Эфемерофит.

## *Chenopodiaceae*

*Chenopodium urbicum* L. — ежегодно в виде отдельно растущих экземпляров встречался в Шкиротаве, иногда и на территории ст. Рига-Набережная. Генеративная репродукция до этого не обнаружена, и, следовательно, вид должен рассматриваться как часто заносимый эфемерофит.

*Ch. strictum* Roth — несколько экземпляров найдены в Шкиротаве в 1962, 1963, 1966, 1969, 1972 гг. на месте мытья вагонов. У найденных экземпляров семена не созрели. Эфемерофит.

*Ch. acuminatum* Willd. — в Шкиротаве на месте мытья вагонов в 1962 г. найдено 3, а в 1963 — 1 экз. Эфемерофит.

*Atriplex nitens* Schkuhr — в 1967 и 1968 гг. в Шкиротаве на месте мытья вагонов появился в большом количестве, но потом исчез. Эфемерофит.

*A. oblongifolia* Waldst. et Kit. — в 1970 г. 1, а в 1971 г. 2 экз. найдены в Шкиротаве также на месте мытья вагонов. Поздно осенью растения достигли только стадии цветения. Эфемерофит.

*A. tatarica* L. — в большом количестве ежегодно встречался в Шкиротаве. В 1973 г. 1 экз. найден на территории ст. Рига-Набережная. Генеративная репродукция пока не обнаружена. Часто заносимый эфемерофит.

*A. hortensis* L. — отдельно растущие экземпляры мы почти ежегодно находили в Шкиротаве на месте мытья вагонов. Во всех случаях найденные растения осенью только цвели, но на экспериментальном участке, в микроклиматически благоприятных условиях, в 1967 г. семена созрели. Эфемерофит или эпойкофит.

*A. sibirica* L. — в Шкиротаве на месте мытья вагонов в 1970 г. найдено 2, а в 1973 — 3 экземпляра сферической формы. Эфемерофит.

*Axyris amaranthoides* L. — отдельно растущие экземпляры встречались почти ежегодно в Шкиротаве, реже — на территории Риги-Набережной и Чиекуркалнс. Генеративную репродукцию до сих пор не удалось обнаружить. Довольно часто заносимый эфемерофит.

*Kochia scoparia* (L.) Schrad. — растет почти на всех ж.-д. узлах, но больше всего в Шкиротаве. Массовый самосев установлен только на свалке по ул. А. Деглава, но на ж.-д. узлах пока должен рассматриваться как часто заносимый эфемерофит.

ssp. *densiflora* (Moq.) Aell. — только в 1960 и 1961 гг. найдено по 1 экз. высотой до 1.2 м в Шкиротаве на месте мытья вагонов. Определил П. Эллен в Цюрихе. Эфемерофит.

*Bassia sedoides* (Pall.) Aschers. (*Echinopsilon sedoides* (Pall.) Moq.) — в Шкиротаве в 1960 г. на месте мытья вагонов найден 1 экз. высотой около 50 см, у которого до осени семена не образовались. Эфемерофит.

*Suaeda maritima* (L.) Dum. ssp. *salsa* (L.) Soó (*Suaeda salsa* (L.) Pall.) — на месте мытья вагонов поздно осенью 1973 г. найдены 3 экз. высотой около 80—120 см с только что раскрывшимися цветочными почками. Эфемерофит.

## *Amaranthaceae*

*Amaranthus blitoides* S. Wats. — чаще встречается на свалках, но в 1973 г. 3 экз. найдены также в Шкиротаве, в районе мытья вагонов. Эпойкофит или эфемерофит.

## *Caryophyllaceae*

*Silene dichotoma* Ehrh. — встречалась только в Шкиротаве: в 1963 г. — 2, в 1968 — 3, а в 1970 — 2 экземпляра. Найденные ранее на железной дороге растения устойчивых популяций не дали и исчезли. Видимо, эпойкофит.

*S. densiflora* D'Urv. — между ж.-д. путями в Шкиротаве 12 VI 1962 найдено 5 женских и 3 мужских экземпляра высотой около 1.2 м, у которых позже созрели семена. Эпойкофит.

*Melandrium viscosum* (L.) Čel. — только в 1961 г. в Шкиротаве найдено 3 экз. Эфемерофит или эпойкофит.

*M. noctiflorum* (L.) Fr. — отдельно растущие экземпляры встречались в Шкиротаве почти ежегодно, особенно на месте мытья вагонов. Эпойкофит.

*Vaccaria hispanica* (Mill.) Rausch. (*V. segetalis* (Neck.) Garke, *V. pyramidata* Medic.) — 1 экз. в 1961 г. найден в Шкиротаве. Генеративная репродукция не наблюдалась. Вид, по всей вероятности, является эфемерофитом.

*Gypsophila paniculata* L. — отдельно растущие экземпляры обнаружены на ст. Ошкалны и Риге-Набережной. Особенно много, около 100 экз., в 1963 г. было около ж.-д. переезда на ул. Революцияс. У найденных экземпляров генеративная репродукция не наблюдалась, растение как многолетнее существует год за годом на одном и том же месте. Эфемерофит-многолетник.

### *Papaveraceae*

*Papaver rhoeas* L. — только в 1961 г. 1 экз. найден на ст. Ошкалны. Устойчивость подлежит выяснению, но, по всей вероятности, — эпойкофит.

### *Brassicaceae*

*Sisymbrium volgense* Bieb. ex. Fourn. — при проверке бывших местообитаний, отмеченных Мюленбахом (Mühlenbach, 1932), в 1960 г. обнаружен в большом количестве в Мангали, некоторые экземпляры — также в Риге-Набережной и Риге-Товарной, где этот вид встречается и теперь. Большая колония (около 10 м$^2$) в 1960 г. обнаружена в Шкиротаве на откосе старой ж.-д. насыпи, но позже она была уничтожена при ликвидации насыпи. В 1975 г. в Шкиротаве около товарного склада снова найдена молодая колония с восемью надземными побегами.

Растение после цветения семян не дает, но сохраняется как многолетнее, образуя с помощью подземных побегов колонию. Эпойкофит-многолетник.

*Rorippa austriaca* (Cr.) Bess. — в 1960 г. 3 экз. найдены на территории Риги-Товарной, а небольшая группа — на ст. Рига-Набережная. В том же году большая колония найдена около переезда на ул. Лубанас, где она занимала сухую канаву длиной около 10 м. У найденных экземпляров семян не было, и этот вид сохраняется на том же месте как многолетник. Эпойкофит-многолетник.

*Myagrum perfoliatum* L. — в Шкиротаве в 1962 г. на месте мытья вагонов найдена группа из 10 экземпляров. Эфемерофит.

*Alyssum alyssoides* L. — в восточной части республики, например в г. Даугавпилс, в большом обилии произрастает на железных дорогах как сорняк; в Риге (в Шкиротаве) найден только 1 экз. Эпойкофит.

*Chorispora tenella* (Pall.) DC. — в 1962 г. в Шкиротаве на месте мытья вагонов найдена плотная колония (около 20 экз.) высотой 15 см. Эфемерофит.

*Lobularia maritima* (L.) Desv. — на территории Риги-Набережной в 1973 г. найдено 16 растущих рассеянно экземпляров, которые цвели еще в октябре, но имели также и созревшие плоды. Эфемерофит или эпойкофит.

*Brassica elongata* Ehrh. — в период исследований найдено только в Шкиротаве: 3 экз. в 1960—1962 гг. и два однолетних растения в 1968 г.; последние в 1969 г. цвели. Генеративная репродукция у найденных экземпляров не наблюдалась. Эфемерофит-двулетник.

*Eruca sativa* Lam. — найдена только в Шкиротаве на месте мытья товарных вагонов: в 1960 г. 1 экз., а в 1973 — 6 экз. Эфемерофит.

*Rapistrum rugosum* (L.) All. — один сильно ветвистый экземпляр найден в 1961 г. в Шкиротаве. Эфемерофит.

*R. perenne* (L.) All. — обнаружен только на территории ж.-д. узла Рига-Набережная. В 1960 г. найдено 5 отдельно растущих экземпляров, которые как многолетники существовали до 1963 г., когда в результате чистки ж.-д. полотна были уничтожены. Эфемерофит-многолетник.

*Cardaria draba* (L.) Desv. — в период исследований в Шкиротаве мы ежегодно находили отдельно растущие экземпляры, а также небольшие колонии, образовавшиеся благодаря разрастанию подземных побегов. Генеративная репродукция пока не установлена. Эпойкофит-многолетник.

*Lepidium perfoliatum* L. — по одному экземпляру в 1962 и 1963 гг. найдено в Шкиротаве на месте мытья товарных вагонов. Эфемерофит.

*L. latifolium* L. — на свалках г. Риги многократно обнаружен, образует здесь с помощью подземных побегов более или менее обширные колонии. В 1973 г. 1 экз. найден и в Шкиротаве; из него к 1975 г. образовалась небольшая колония. Эпойкофит-многолетник.

*Camelina microcarpa* Andrz. — отдельные экземпляры наблюдались почти ежегодно в Шкиротаве и на других ж.-д. узлах. Генеративная репродукция не отмечена, и растение должно рассматриваться как часто заносимый эфемерофит.

### *Resedaceae*

*Reseda lutea* L. — в 1960—1966 гг. 4 экз. найдены в Шкиротаве, 1 — в 1967 г. на территории Риги-Набережной. В течение многолетних наблюдений генеративная репродукция не установлена, но растение образует с помощью подземных побегов густую куртину. Эпойкофит-многолетник.

### *Rosaceae*

*Potentilla norvegica* L. — 2 экз. в 1963 г. найдены на территории Риги-Набережной, 1 — в 1968 г. около ж.-д. переезда на ул. Революцияс. При выращивании (в специальном эксперименте) растение хорошо росло и размножалось семенами, но дальнейшему распространению его препятствовала слабая конкурентоспособность сеянцев. Эпойкофит.

*P. supina* L. — в 1968 г. найдена в большом количестве на территории ж.-д. узла Рига-Набережная, где, видимо, существовала и раньше. На этом месте растение наблюдалось регулярно до 1974 г. и, размножаясь, хотя слабо, семенами, занимало все новые площади. Эпойкофит.

*P. bifurca* L. — в 1960 г. небольшая колония, занимающая около 0.5 м$^2$, найдена в Шкиротаве. К 1973 г. эта колония с помощью подземных побегов значительно расширилась. Отдельные экземпляры найдены также на расстоянии 2—4 м от основной колонии; они появились, видимо, в результате слабой генеративной репродукции. Эпойкофит.

### *Fabaceae*

*Medicago romanica* Prod. — 2 экз. в 1960 г. найдены на территории Риги-Набережной и как многолетники сохранились до 1969 г.; генеративная репродукция не отмечена. Эфемерофит-многолетник.

*Melilotus wolgicus* Poir. — в 1968 г. 8 экз. найдены на территории ж.-д. узла Рига-Набережная, репродукция у них отсутствовала. Эфемерофит.

*Trifolium repens* L. f. *longipes* Peterm. — в 1966 г. в Шкиротаве, на месте мытья товарных вагонов, найдена плотная колония (около 12 экз.). Цветки в головках сидели на очень длинных цветоножках, вследствие чего головка напоминала зонтик. Эфемерофит.

*Onobrychis viciifolia* Scop. — по одному экземпляру найдено в Шкиротаве в 1962 и 1973 гг. Осенью у них созрели семена. Эпойкофит.

*Vicia lutea* L. — только в Шкиротаве в 1962 г. в отходах зерна на месте мытья вагонов найдено 2 экз. Эфемерофит.

*Lathyrus aphaca* L. — на том же месте, где предыдущий вид, в Шкиротаве в 1962 г. найдено 2 экз., у которых осенью созрели бобы. Эпойкофит или эфемерофит.

*L. hirsutus* L. — в Шкиротаве в 1964 г. на месте мытья вагонов найдено два сильно ветвистых экземпляра со зрелыми семенами. Эпойкофит или эфемерофит.

### *Euphorbiaceae*

*Euphorbia esula* L. — на железных дорогах на песчаном субстрате редкие одиночные экземпляры, но часто встречаются более или менее крупные колонии (образовавшиеся в результате разрастания подземных побегов). Генеративная репродукция пока не обнаружена. Эпойкофит-многолетник.

*E. virgata* Waldst. et Kit. — распространение подобно предыдущему виду, но гораздо более редкое. Генеративная репродукция в Риге не установлена. Эпойкофит-многолетник.

### *Malvaceae*

*Abutilon theophrasti* Medic. — осенью 1970 г. в Шкиротаве найден один нецветущий экземпляр высотой 30 см, другой — в сентябре 1973 г. высотой 1.4 м, цветущий, с многочисленными плодами. Эфемерофит.

*Lavatera thuringiaca* L. — только в 1960 г. на железной дороге у стадиона «Даугава» найден 1 экз. Эфемерофит.

### *Apiaceae*

*Eryngium planum* L. — 1 экз. найден в Шкиротаве в 1960 г., в 1962 г. на территории Риги-Набережной — 3 цветущих и 2 однолетних экземпляра. У найденных экземпляров генеративная репродукция не установлена, но они размножались подземными побегами. Эпойкофит-многолетник.

*Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. — в Шкиротаве, на месте мытья товарных вагонов, в 1962 г. найдено 2 экз. Эфемерофит.

*Coriandrum sativum* L. — в Шкиротаве отдельные экземпляры найдены в 1960, 1964 и 1968 гг. Семенное возобновление установить не удалось. По всей вероятности, эфемерофит.

*Falcaria vulgaris* Bernh. — найден всего 1 экз. в 1961 г. в Шкиротаве. После самосева репродукция не наблюдалась. Эфемерофит.

### *Boraginaceae*

*Nonea pulla* (L.) DC. — в 1960 г. 3 экз. найдены на территории Риги-Набережной. В течение 10 лет самосев не наблюдался, но растение как многолетник ежегодно возобновлялось на том же месте. Эфемерофит-многолетник.

### *Lamiaceae*

*Dracocephalum thymiflorum* L. — только в 1960 г. в Шкиротаве найдены отдельно растущие растения, у которых размножение не наблюдалось. В Риге, по всей вероятности, эпойкофит, мало устойчивый. Однако в г. Даугавпилс и окрестностях на железной дороге ежегодно наблюдался в больших колониях и, видимо, здесь является неофитом.

*Galeopsis ladanum* L. — в период исследований с 1960 г. отдельные экземпляры были найдены только в Шкиротаве, но не ежегодно. Эпойкофит. В посевах в восточной части республики — распространенный неофит.

*Stachys annua* L. — учитывая данные Ротерта (Rothert, 1915) и Мюленбаха (Mühlenbach, 1932), следует заключить, что вид теперь встречается реже. В 1960 г. небольшая колония (около 30 экз.) найдена в Шкиротаве, из которой в 1961 г. нами обнаружено только 6 экз., у них не было репродукции. В 1961 г. 5 экз. найдены на территории Риги-Набережной, но репродукция также отсутствовала. Эпойкофит.

*Salvia nemorosa* L. — в 1960 г. 3 экз. найдены на территории Риги-Набережной. После пересадки одного из них на экспериментальный участок растение как многолетник ежегодно возобновлялось, но без генеративной репродукции. Эфемерофит-многолетник.

*S. verticillata* L. — только на территории Риги-Набережной в 1960 г. найдено 3 экз., которые в течение 14 лет генеративно не размножались, но как многолетники сохранились до 1973 г. Эфемерофит-многолетник.

*Hyssopus officinalis* L. — в 1960 г. на территории ж.-д. узла Мангали найден 1 экз. По всей вероятности, эпойкофит.

### *Solanaceae*

*Hyoscyamus niger* L. — отдельно растущие экземпляры мы находили почти ежегодно в Шкиротаве, реже — на территории ж.-д. узла Рига-Набережная. На открытых местах репродукцию обнаружить не удалось. Только у домов и в других микроклиматически благоприятных условиях наблюдалась слабая репродукция. Часто заносимый эфемерофит, иногда эпойкофит.

*Datura stramonium* L. — только в 1973 г. найдено 8 экз. в Шкиротаве на месте мытья товарных вагонов. Чаще растет на свалках, но на железной дороге встречается реже предыдущего вида; он обладает такой же устойчивостью.

### *Orobanchaceae*

*Orobanche coerulescens* Steph. — в Шкиротаве между ж.-д. путями 7 VII 1960 найдена разреженная колония из 8 цветущих экземпляров, паразитирующих на корнях *Artemisia campestris*. Эфемерофит.

### *Plantaginaceae*

*Plantago indica* L. — в Шкиротаве в 1960—1967 гг. отмечена большая колония, которую в 1969 г. не удалось обнаружить, так же как и в Риге-Набережной и Риге-Товарной, где до этого встречалось много одиночных экземпляров. В 1971 г. растение снова появилось в Шкиротаве и на территории Риги-Набережной. В результате 12-летних наблюдений выяснено, что этот вид не вполне устойчив и должен рассматриваться как эпойкофит.

### *Rubiaceae*

*Cruciata laevipes* Opiz (*Galium cruciata* (L.) Scop.) — в Шкиротаве 28 VIII 1962 найден один цветущий экземпляр. Эфемерофит.

### *Asteraceae*

*Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. — в 1960 г. в Шкиротаве найдено 2 экз. высотой около 40 см с еще закрытыми ароматными смолистыми корзинками. Осенью созрели семена, из которых в 1961 г. развились розеточные растения, а в 1962 г. они зацвели. Из-за прохладного лета семена не созрели. Эпойкофит.

*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen — впервые в 1960 г. в Шкиротаве на месте мытья вагонов было найдено 12 отдельных экземпляров, в 1961 — 6, в 1963 — 3, а позже ежегодно — по 2—12 экз. Осенью они цвели, но семена у них не созревали. В 1963 г. 1 экз. найден также на территории Риги-Набережной, а в 1973 г. — 8 экз. Эфемерофит.

*Ambrosia artemisifolia* L. — впервые 2 экз. найдены в Латвии в 1961 г. в Шкиротаве; они цвели поздно осенью и семян не образовали. В 1967 г. на месте мытья вагонов растение появилось в очень большом количестве (несколько сотен экземпляров), образуя большие заросли и достигая высоты 1.2 м. В 1970 г. найдено 6, в 1972 — 4, а в 1973 — 12 экз. В 1973 г. 16 экз. найдены также на территории Риги-Набережной. Эфемерофит.

*A. psilostachya* DC. — в 1960 г. в Шкиротаве на ж.-д. путях найдена большая колония на площади около 400 м², которая до 1973 г. только немного расширила занимаемую ею территорию с помощью подземных побегов. Генеративная репродукция не наблюдалась, так как семена несозрели. Эпойкофит-многолетник.

*A. trifida* L. — только в 1973 г. на территории Риги-Набережной найдено 3 экз. высотой около 40, 80 и 150 см. Семена до поздней осени не созрели. Эфемерофит.

*Xanthium strumarium* L. — одиночные экземпляры или небольшие группы наблюдались ежегодно в Шкиротаве, но они развивались только в результате ежегодного заноса. Эфемерофит.

*X. riparium* Itz. et Hertsch — обнаружен лишь в Шкиротаве на месте мытья вагонов: в 1962 г. найдена небольшая группа, в 1963 — 4, в 1969 — 2 экз. Эфемерофит.

*Chrysanthemum segetum* L. — только в 1973 г. в Шкиротаве найден 1 экз. Эфемерофит или эпойкофит.

*Artemisia annua* L. — немногие отдельные растения найдены в Шкиротаве: в 1960 г. — 2 экз., в 1965 — 4, в 1968 — 1. В 1971 и 1973 гг. по одному экземпляру найдено также на территории ж.-д. узла Рига-Набережная. Во всех случаях генеративная репродукция не обнаружена. Эфемерофит.

*A. repens* Pall. ex Willd. (*A. austriaca* Jacq.) — в 1960 г. в Шкиротаве обнаружены 3 колонии, из которых две уничтожены при строительных работах. 2 колонии найдены также в 1960 г. на территории Риги-Товарной. В большинстве случаев растения не цвели, но с помощью подземных побегов образовали колонии. Эпойкофит-многолетник.

*Oligosporus scoparius* (Waldst. et Kit.) Less. — в 1960 г. 2 экз. найдены в Шкиротаве на месте мытья вагонов, 1 экз. — в 1968 г. на территории станции Ошкалны. Эфемерофит.

*Onopordum acanthium* L. — только в 1960 г. 3 экз. найдены в Шкиротаве, репродукция отсутствовала. У некоторых найденных на свалках экземпляров после пересадки на экспериментальный участок созрели семена, которые хорошо проросли. Эпойкофит.

*Centaurea diffusa* Lam. — в 1960 г. 1 экз. найден на территории Риги-Товарной, 2 экз. — в Шкиротаве, где в 1961 г. найдено еще 4 экз. Во всех случаях обнаружена белоцветковая форма. Семена не образовались. Эфемерофит.

*Acroptilon repens* (L.) DC. — в Шкиротаве на месте мытья вагонов осенью 1973 г. найдены 3 редкие колонии, образовавшиеся из корневых отпрысков. Генеративная репродукция не обнаружена, и пока этот вид надо рассматривать как эпойкофит-многолетник.

*Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. — небольшая колония найдена в 1960 г. на территории Риги-Набережной на откосе насыпи. Возможно, она является потомством колонии, обнаруженной еще В. Мюленбахом в 1932 г., 2 экз. найдены в Шкиротаве в 1962 г., а в 1970—1973 гг. — 2 большие колонии на месте мытья товарных вагонов. Эпойкофит.

За время исследований в 1960—1975 гг. на железных дорогах г. Риги обнаружено 125 адвентивных видов (без археофитов), которые по их устойчивости можно разделить на несколько групп. Занесенные в историческое время и ставшие вполне устойчивыми адвентивные виды являются неофитами (в смысле Теллунга). Всего обнаружено 34 таких вида, занос которых в большинстве случаев произошел уже в прошлом веке или еще раньше, и они полностью натурализовались.

91 найденный вид пока нельзя считать вполне устойчивым. Некоторые из них (эпойкофиты) нормально репродуцируются, но еще не известно, как они перенесут особенно неблагоприятные годы. К этой группе относятся 17 видов.

Кроме того, обнаружены виды, которые генеративно не размножаются, но сохраняются как многолетние растения. В данной работе они названы эфемерофитами-многолетниками или эфемерофитами-двулетниками. Но если многолетнее растение способно образовать с помощью подземных побегов колонию, тогда его мы называем эпойкофитом-многолетником. Всего отмечен 21 вид таких растений.

Большинство найденных растений относится к эфемерофитам, т. е. к таким видам, которые в условиях Риги генеративно не размножаются. Подобных видов обнаружено 43. Некоторые из них заносятся довольно часто и создают ложное представление об их натурализации. 10 видов пока нельзя с уверенностью отнести к той или другой группе. В настоящее время они обнаруживают признаки и эфемерофитов, и эпойкофитов.

Наиболее интенсивный занос происходит на территорию ж.-д. узла Шкиротава, особенно на месте мытья товарных вагонов, а также там, где проводятся сортировка и комплектование товарных поездов. На втором месте по интенсивности заноса стоит ж.-д. узел Рига-Набережная, граничащий с Рижским портом, куда подаются поезда для товаров, привезенных пароходами из других стран. Кроме того, на ст. Рига-Набережная прибывают поезда с экспортными товарами, предназначенными для погрузки в пароходы. Слабее выражен занос растений через станцию Рига-Товарная и другие ж.-д. узлы.

Некоторые виды вследствие регулярного и массового заноса в будущем могут натурализоваться, например, *Atriplex tatarica* и *Kochia scoparia*. С последней это уже произошло на свалке по ул. Деглава, где в результате генеративного размножения она образовала большие заросли. *A. tatarica* генеративно размножается в Даугавпилсе, где встречается в окрестностях вокзала в больших количествах.

По сравнению с 1932 г. (данные В. Мюленбаха) некоторые виды на ж.-д. территориях Риги распространились больше. К ним относятся оба упомянутых выше вида, а также *Amaranthus albus*, *Anisantha tectorum*, *Rumex confertus*, *Corispermum hyssopifolium*, *Lepidium densiflorum*, *Onagra biennis*, *Lactuca serriola*.

Некоторые прежде более распространенные виды встречаются теперь гораздо реже, например *Bromus squarrosus*, *Stachys annua*, *Salvia nemorosa*.

Впервые в Латвии найдены: *Anisantha rubens*, *Echinochloa crus-galli* ssp. *spiralis*, *Allium senescens* ssp. *montanum*, *Polygonum argyrocoleon*, *P. bordzilowskii*, *Chenopodium acuminatum*, *Atriplex sibirica*, *A. oblongifolia*, *Bassia sedoides*, *Suaeda maritima* ssp. *salsa*, *Silene densiflora*, *Myagrum perfoliatum*, *Turgenia latifolia*, *Abutilon theophrasti*, *Cruciata laevipes*, *Orobanche coerulescens*, *Trifolium repens* f. *longipes*, *Lathyrus hirsutus*, *Grindelia squarrosa*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Ambrosia artemisifolia*, *Acroptilon repens*.

В то же время многие виды, обнаруженные прежде на железных дорогах Риги, найти не удалось и, по-видимому, они исчезли, например, *Beckmannia eruciformis*, *Bromus sterilis*, *Commelina communis*, *Coronopus squamatus*, *C. didymus*, *Nigella sativa*, *Ornithopus sativus*, *Pimpinella anisum*, *Sideritis montana*, *Silene multiflora*, *S. procumbens*, *Stachys rectus*, *Thymus marschalianus*, *Vicia pannonica* и некоторые другие.

## ЛИТЕРАТУРА

Биркмане К. Я. (1974). Местонахождение некоторых редких видов растений. В кн.: Флора и растительность Латвийской ССР. Рига. — Гусев Ю. Д. (1964). Натурализация американских растений в бассейне Финского залива. Бот. ж., 49 9. — Гусев Ю. Д. (1968а). Новые и редкие адвентивные растения Ленинградской и Карельской флоры. Бот. ж., 53, 2. — Гусев Ю. Д. (1968б). Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет. Бот. ж., 53, 11. — Гусев Ю. Д. (1971). Расселение растений по железным дорогам северо-запада Европейской России. Бот.

ж., 56, 3. — Гусев Ю. Д. (1974). Новые данные по адвентивной флоре Калининградской области. Бот. ж., 59, 10. — Расиньш А. П. (1950). *Ambrosia psilostachya* DC. в Латвийской ССР. Бот. ж., 35, 5. — Шулц А. А. (1972). Адвентивные растения как засорители агроценозов и рудеральных мест в Латвии. В кн.: Охрана природы в Латвийской ССР. Рига. — Шулц А. А. (1975). Адвентивная флора г. Риги. Автореф. дисс. Рига. — Флора СССР. (1934—1964). I—XXX. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Birkmane K., L. Tabaka. (1975). Izmaiņas Latvijas augu sugu saraksts. Dabas un vēstures kalendārs 1976 gadam. — Buhse F. B. (1870, 1872). Zur Flora Rigas. Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, XVIII, XIX. — Diercke C. F. B. Buhse. (1870). Verzeichnis der in der Umgebung Rigas beobachteten Phanerogamen. — Fischer J. B. (1778, 1784, 1791). Versuch einer Naturgeschichte Livlands. — Gautzsch O. (1939). Floristische Notizen. Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, LXIII. — Heugel C. A. (1851). Bemerkungen und Beiträge zur Flora der Ostseeprovinzen. Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, IV. — Heugel C. A. (1859). Zur Flora der Ostseeprovinzen, Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, XI. — Kupffer K. R. (1895). Über synanthrope Pflanzen. Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, XXXVIII. — Kupffer K. R. (1927). Floristische Notizen über ostbaltische Gefässpflanzen. Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, LIX. — Kupffer K. R. (1934). Floristische und kritische Notizen über ostbaltische Pflanzen. Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, LXI. — Lehmann E. (1895a). Flora von Polnisch Livland. — Lehmann E. (1895б). Die advenen Florenelemente (Synanthropen) und ihre Verbreitung durch den Menschen und seine Transportmittel. Arch. Naturkunde Liv-, Est- und Kurlands, XI, 1. — Mühlenbach V. (1927). In den Sommern 1925 und 1926 auf den Bahnhöfen Rigas gefundenen seltene Adventivpflanzen. Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, LIX. — Mühlenbach V. (1932). Die Adventivflora des Rigaer Eisenbahnknotens. Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis, VII. — Rasiņš A. (1954). Latvijas PSR nezāļu augļi in sēklas. — Rasiņš A. (1960). Kritiskās piezīmes par Latvijas PSR augstāko augu floras jauniem un mazpazīstamiem taksoniem. Latvijas PSR veģetācija, III. — Rasiņš A. (1972). Izmaiņas Latvijas augstāko augu florā pēdējos 50 gados. Dabas un vēstures kalendārs 1973 gadam. — Rothert W. (1915). Die Flora der Rigaer Zentralgüterbahnhof. Korresp. Bl. Naturforscher-Verein zu Riga, LVII. — Thellung A. (1918/1919). Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. Allgemeine Botan. Zeitschrift, 24/25, Nr. 9—12.

Латвийский
научно-исследовательский институт
лесохозяйственных проблем,
г. Рига.

Получено 12 II 1976.

---

УДК 581.543.6 : 582.952.8

### Л. Групче, Р. Групче

# АНАБИОЗ ДВУХ ВИДОВ *RAMONDIA (GESNERIACEAE)* БАЛКАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА

## L. GRUPCHE, R. GRUPCHE. THE ANABIOSIS OF TWO SPECIES OF *RAMONDIA (GESNERIACEAE)* FROM BALKAN PENINSULA

*Ramondia nathaliae* и *R. serbica*, представители сем. *Gesneriaceae*, на Балканском полуострове, как и другие пойкилогидридные растения, могут находиться в воздушно-сухом состоянии и впадать в анабиоз. При этом дыхание у них снижается равномерно и, по-видимому, сохраняет свою энергетическую полноценность. Сразу после помещения листьев в воду дыхание сильно возрастает.

Балканские хазмофиты *Ramondia nathaliae* и *R. serbica* принадлежат к редким среди цветковых растений видам, сохраняющим жизнеспособность в воздушно-сухом состоянии (Adamović, 1909). По данным Кошанина (1939), рамондии способны находиться в анабиозе (в высушенном состоянии) 17—20 месяцев и затем при погружении в воду восстанавливать активную жизнедеятельность за 24—30 час.

Физиологические особенности цветковых растений, обладающих такой необычной для них формой засухоустойчивости, изучены слабо. Вместе с тем их исследование представляет интерес как для выяснения механизма подобной устойчивости, так и для решения вопроса о том, является ли свойство переносить обезвоживание в состоянии анабиоза первичным или вторичным у цветковых растений.

П. Чернявский (1928) первый указал, что способность к прижизненному высыханию листьев пойкилогидридных растений обусловлена особенностями протоплазмы их клеток. Вальтер (Walter, 1931, 1967) считает важным для устойчивости к обезвоживанию отсутствие в клетках крупных вакуолей, а П. А. Генкель и Н. Д. Пронина (Генкель, 1946; Генкель, Пронина, 1968) придают особое значение отсутствию плазмодесм и способности протоплазмы легко переходить в состояние геля.

Дыхание как один из основных процессов жизнедеятельности привлекает внимание исследователей пойкилогидридных растений. Однако у этой группы цветковых растений оно изучено еще очень слабо. Гофман (Hoffman, 1968) привел ряд определений дыхания листьев *Myrothamnus flabellifolia*. С помощью манометрического метода он показал, что у листьев, находившихся в сухом состоянии (содержание воды около 8% в течение 3—4 недель) дыхание наблюдается сразу после помещения их в воду, а через 90 мин. интенсивность поглощения кислорода достигает уже высокого уровня (абсолютные величины, к сожалению, неизвестны из-за отсутствия данных об единице измерения веса или площади листьев в опыте). Аналогичные результаты получены Вивегом и Циглером (Vieweg, Ziegler, 1969). Генкель и Пронина (1969) также изучали изменения дыхания листьев *M. flabellifolia* при обезвоживании. Они наблюдали равномерное падение дыхания по мере потери воды листьями, характерное для всех пойкилогидридных растений.

Задачей настоящей работы было изучение процесса дыхания листьев рамондий в связи с изменениями их водного режима.

Растения собирали в местах их естественного произрастания: *R. nathaliae* — в окрестностях г. Скопле, *R. serbica* — в долине р. Черный Дрим. Целые растения с почвой привозили в лабораторию и регулярно их поливали для поддержания тургора. Изучение водного режима и дыхания производили на закончивших рост листьях. Все определения выполняли в пятикратной биологической повторности, т. е. отбирали пробы в естественных условиях 5 раз. Для характеристики водного режима измеряли не только содержание воды, но и другие показатели. Дыхание определяли при 25° манометрическим методом.

Высушивание проводили в лаборатории: листья развешивали на рассеянном свету при температуре воздуха 24—25° и относительной влажности воздуха 60—65%. Размачивали листья в чашках Петри в дистиллированной воде также при температуре 24—25°. Каждая точка на рис. 1—3 — среднее из 5 опытов, ошибка — 10%.

Наше предыдущее исследование (Л. Групче, Р. Групче, 1974) показало, что листья рамондий быстро переходят в состояние анабиоза, так как водный дефицит при их высушивании нарастает с большой скоростью. Так, уже через 8 час. выдерживания листьев на воздухе он составляет 66—67%, а у воздушно-сухих листьев — 80—89%. Осмотическое давление клеток свежих листьев *R. nathaliae* было равно 5.6, через 2 часа подсушивания на воздухе или в эксикаторе — 10.7 атм. При дальнейшем высыхании листьев клеточный сок отжать не удается даже с помощью гидравлического пресса, развивающего давление в 400 атм. Сосущая сила, определяемая по методу В. С. Шардакова (1953), после 10-часового высыхания листьев достигает 120—121 атм., а воздушно-сухие листья отнимают воду раствора сахарозы концентрации 2.69 моля, что соответствует осмотическому давлению 250 атм. Подобные величины получил также и Ганчев (1950) для *Haberlea rhodopensis*, которая является третьим представителем сем. *Gesneriaceae* Балканского полуострова.

В таблице приведены данные о потере воды листьями обоих видов рамондий при их подсушивании на воздухе. Они не различаются по скорости транспирации, которая равна скорости эвапорации.

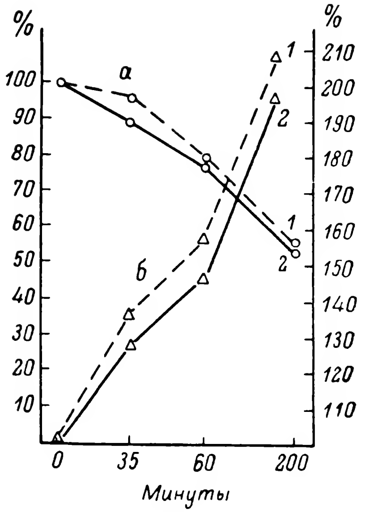


Рис. 1. Изменение размеров листьев рамондий при высыхании и при насыщении водой.

1 — *Ramondia serbica*, 2 — *R. nathaliae*; на оси абсцисс — экспозиция; на осях ординат — слева: уменьшение площади листьев (кривая *а*) справа: увеличение ее в процентах от исходного размера (кривая *б*).

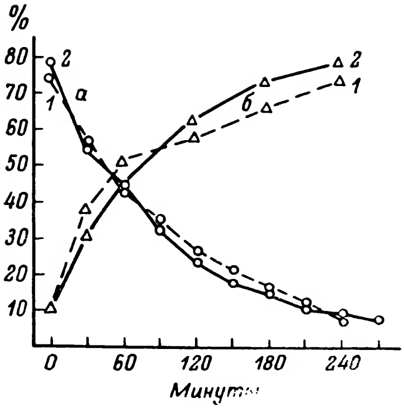


Рис. 2. Изменение содержания воды в листьях рамондий при высушивании (*а*) и насыщении водой сухих листьев (*б*).

1 — *Ramondia serbica*, 2 — *R. nathaliae*; на оси абсцисс — экспозиция, на оси ординат — содержание воды в процентах от сырого веса.

Потеря воды листьями рамондий (в %) от исходного содержания при их подсушивании на воздухе

| | Экспозиция, мин. | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 30 | 60 | 120 | 180 | 240 |
| *Ramondia serbica* | 8 | 22 | 39 | 54 | 64 |
| *R. nathaliae* | 7 | 21 | 37 | 55 | 63 |

Относительную вязкость цитоплазмы, определяемую по скорости перехода вогнутого плазмолиза в выпуклый, мы не смогли измерить, так как у этих видов вогнутый плазмолиз отсутствует. Поэтому мы измеряли скорость появления выпуклого плазмолиза. У единичных эпидермальных клеток листьев *R. nathaliae* выпуклый плазмолиз наступал через 50 мин. после погружения в плазмолитик (сахароза 0.1 М), а у *R. serbica* — через 60 мин. Выпуклый плазмолиз во всех клетках у первого вида наступает за 80 мин. и у второго — за 90 мин. Как считают некоторые исследователи, высокая вязкость протоплазмы связана с жароустойчивостью растения. В связи с этим наши данные можно трактовать как свидетельство большой жароустойчивости клеток листьев рамондий, и, действительно, Кошанин (1939) установил, что листья обоих видов рамондий выдерживают 3-часовое пребывание в сушильном шкафу при температуре 50.4°.

При высыхании листья рамондий свертываются к центру розетки и резко уменьшаются. Измеренная нами степень сокращения поверхности листьев при высыхании и увеличение их поверхности при насыщении водой показаны на рис. 1. После 200 мин. высушивания площадь листьев составляет 55—56% от исходной величины; увеличение размера высушенных листьев (поверхность их принята за 100%) при насыщении их водой за тот же период (200 мин.) достигает 197% (*R. nathaliae*) и 209% (*R. serbica*). При высыхании и набухании листьев потеря и поглощение воды протекают у обоих видов рамондий с одинаковой скоростью (рис. 2). По-видимому, восстановление активного состояния у рамондий происходит мед-

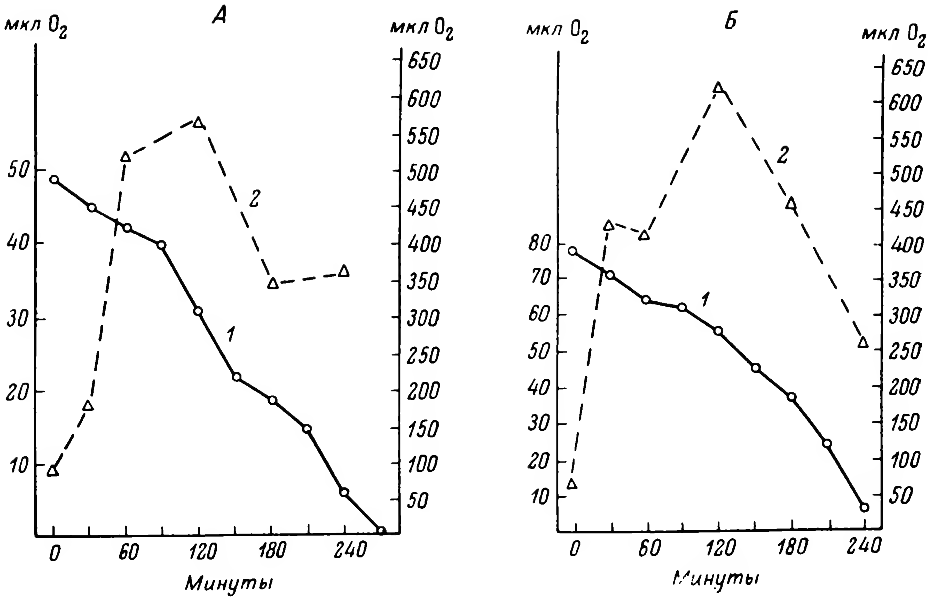


Рис. 3. Изменения интенсивности дыхания при потере воды свежими листьями (*1*) и насыщении водой сухих листьев (*2*).

*А* — *Ramondia serbica*, *Б* — *R. nathaliae*; *на оси абсцисс* — экспозиция, *на осях ординат* — интенсивность дыхания, слева — в мкл $O_2$ на 1 дм² площади листа в час, справа — в мкл $O_2$ на 1 г сух. веса листьев.

леннее, чем у низших растений, что понятно, если учесть более сложную организацию цветковых растений.

Изменения интенсивности дыхания высечек из листьев (дисков) при высушивании их на воздухе и насыщении водой представлены на рис. 3. По мере снижения содержания воды дыхание листьев равномерно уменьшается. Никакой стимуляции дыхания при начальном подсушивании не обнаружено. Интенсивность дыхания в воздушно-сухом состоянии была очень низкой.

По характеру изменения дыхания при обезвоживании рамондии сходны с *Myrothamnus flabellifolia* (Генкель, Пронина, 1969). Это сходство наблюдается и в изменении дыхания при насыщении сухих листьев водой. На рис. 3 видно, что уже после 30 мин. набухания листьев интенсивность дыхания увеличивается. Особенно резкое усиление дыхания наблюдается именно в начальный период поглощения воды, а через 2—3 часа дыхание начинает ослабевать. Таким образом, после насыщения водой листьев почти до исходной величины (рис. 2, экспозиция 180 мин.) дыхание становится слабее, чем у свежих листьев, в то время как в процессе набухания (экспозиция 60—120 мин.) оно было значительно интенсивнее, чем у свежих листьев. Снижение интенсивности дыхания после 3—4 час. набухания в темноте наблюдал Гофман (Hoffman, 1968) у *M. flabellifolia*. По интенсивности дыхание свежих листьев рамондий невелико — 500 мкл $O_2$/час на 1 г сух. веса при 25° у *Ramondia serbica* и около 400 у *R. nathaliae*. Можно предполагать, что процессы перестройки структуры, которые протекают при постоянном насыщении обезвоженных клеток водой, требуют энергии и потому невысокое в норме дыхание рамондий усиливается в этот период. Как показали Гофман (Hoffman, 1968), Вивег и Циглер (Vieweg, Ziegler, 1969), в первые часы после набухания листья *M. flabellifolia* не способны к фотосинтезу. Если это имеет место у рамондий, то необходимость энергетических затрат после их набухания становится еще более вероятной. То, что процессы жизнедеятельности у рамондий не возвращаются плавно к норме при насыщении клеток водой, а имеют некоторый лаг-период, свидетельствует о том, что пойкилогидридность этих растений не является их первичным свойством (Ганчев, 1950). Рамондии Балканского полуострова — это третичные реликты. Свойство переходить в состояние анабиоза, по-видимому, развилось у них в связи с расселением по скалистым местообитаниям, где они распространены в настоящее время на довольно больших высотах: *R. serbica* — на выс. 1000—1600 и *R. nathaliae* — на высоте около 2000 м над ур. м.

Таким образом, проведенное исследование привело нас к выводу, что *Ramondia nathaliae* и *R. serbica* являются истинными пойкилогидридными растениями.

## ЛИТЕРАТУРА

Генкель П. А. (1946). Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР 5, 1. — Генкель П. А., Н. Д. Пронина. (1968). О причинах, обусловливающих способность пойкилоксерофитов выносить обезвоживание. Физиол. раст., 15, 1. — Генкель П. А., Н. Д. Пронина. (1969). Анабиоз при высыхании у цветкового пойкилоксерофитного растения *Myrothamnus flabellifolia*. Физиол. раст., 16, 5. — Генкель П. А., Н. Д. Пронина. (1973). О принадлежности *Haberlea rhodopensis* (сем. *Gesneriaceae*) к эвксерофитам. Физиол. раст., 20, 4. — Чернявский П. (1928). Анабиоз *Ramondia nathaliae* Panc.-Petr. Ж. Русск. бот. общ., 13, 1—2. — Шардаков В. С. (1953). Водный режим хлопчатника и определение оптимальных сроков полива. — Adamović L. (1909). Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. — Ганчев И. (1950). Анабиотична сухоустойчивост и други биологични особености на *Haberlea rhodopensis* Friv. Изв. на бот. инст. на БАН, 1 : 191—213. — Hoffman P. (1968). Pigmentgehalt und Gaswechsel von *Myrothamnus*-Blättern nach Austrocknung und Wiederaufsättigung. Photosynthetica, 2,4. — Групче Л., Р. Групче. (1974). Воден режим на баканскитие рамондии. Юдшен зборник, Природно-матем. ф-т Кирил и Методий—Скопje, кн. 26 : 177—185. [Югославия]. — Кошанин Н. (1939). Грађа за биологиј у *Ramondia nathaliae*, *Ramondia serbica* и *Ceterach officinarum*. Споменик, 88 : 1—67. Српска кралевска Академиjа. — Vieweg G. H., H. Ziegler. (1969). Zur Physiologie von *Myrothamnus flabelifolia*. Berl. Deutsch Bot. Ges., 82, 1. — Walter H. (1931). Die Hydrature der Pflanzen. — Walter H. (1967). Die physiologischen Voransetzungen für den Übergang der autotrophen Pflanzen von Leben in Wasser zum Landleben. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 56, 1.

Ботанический институт ПМФ,
г. Скопле, Югославия.

Получено 3 VIII 1975.

# БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 910.4 (93/96) 58

## В. В. Петров

## БОТАНИЧЕСКИЕ ВПЕЧАТЛЕНИЯ ОТ ПОЕЗДКИ ПО АВСТРАЛИИ

V. V. PETROV. BOTANICAL IMPRESSIONS FROM A TRIP TO AUSTRALIA

Во время специализированной туристской поездки по Австралии, которая продолжалась с 19 IX по 2 X 1975 г., мне удалось увидеть и узнать много интересного для ботаника. В программу поездки входило посещение шести городов — Перта, Аделаиды, Мельбурна, Канберры, Сиднея и Брисбена. Маршрут поездки проходил по прибрежным районам страны, не захватывая центральной части Австралии, занятой пустыней. Передвижение из города в город осуществлялось на самолетах, экскурсии в окрестности проводились на автобусах.

В австралийских городах мне довелось осмотреть несколько ботанических садов, побывать в ряде университетов, встретиться с коллегами-ботаниками. Поездки за пределы городов дали возможность немного познакомиться с естественной растительностью в разных районах Австралии. Как в городах, так и вне их я обращал внимание на то, какие деревья. кустарники и травянистые растения выращиваются в декоративных целях. Видовой состав растений, культивируемых в том или ином районе, позволяет до некоторой степени судить о климатических условиях данной местности.

Время нашей поездки — вторая половина сентября — совпало с началом австралийской весны. Этот период особенно благоприятен для ботанических наблюдений, так как многие растения цветут.

Поездка по Австралии началась с посещения г. Перта, находящегося в юго-западной части страны. Этот город является столицей штата Западная Австралия. Он расположен примерно на той же широте, что Каир и Александрия в северном полушарии.

Климат Перта — субтропический, средиземноморского типа, с прохладной дождливой зимой и сухим жарким летом. Среднегодовая температура 17.9°, годовое количество осадков 883 мм.[1] Заморозков здесь никогда не бывает (абсолютный минимум 1.2°).

В центральной части города и его пригородах встречается много декоративных растений, в том числе вечнозеленых деревьев и кустарников. Для ботаника, бывавшего в советских субтропиках, некоторые из этих растений хорошо знакомы, они успешно культивируются в наших субтропических районах (*Azalea indica*, *Wisteria sinensis*, *Melia azedarach*, *Cortaderia argentea*, *Cupressus sempervirens*, разнообразные пальмы, декоративные бананы). Вместе с тем есть и такие растения, которые у нас отсутствуют, например, *Euphorbia pulcherrima* (*Poinsettia*), различные виды *Grevillea*, *Banksia*. Особенно обращают на себя внимание безлистные деревья *Erythrina* sp., покрытые массой ярко-красных цветков (листья появляются позднее). Не менее эффектны стройные деревья *Araucaria excelsa* с красивыми правильными мутовками боковых ветвей. Данный вид араукарии встречался нам в дальнейшем по всей Австралии. Это одно из самых заметных декоративных деревьев, имеющее очень характерный облик.

---

[1] Данные о климате для австралийских городов приведены по книге: Walter H., E. Harnickell, D. Mueller-Dombois. Klimadiagramm-Karten. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, 1975.

Наибольший интерес для ботаника представляет в Перте Королевский парк. Он расположен на окраине города, площадь его около 400 га. Здесь же находится замечательный ботанический сад, занимающий 10 га. В этом саду представлены многие растения природной флоры штата. Очень богата коллекция протейных, включающая виды *Banksia*, *Grevillea*, *Hakea*, *Leucospermum*, *Isopogon* и др. Особенно интересны некоторые виды банксий, у которых побеги стелются по поверхности почвы и шишковидные соцветия поднимаются прямо от земли (*Banksia repens*, *B. petiolaris*). Имеется немало миртовых с самой разнообразной окраской цветков (виды *Callistemon*, *Melaleuca*, *Calothamnus* и др.). Поражает размерами своих цветков *Eucalyptus macrocarpa*: каждый цветок — величиной с грецкий орех (таких крупных цветков у других эвкалиптов не бывает). Все эти растения нам удалось увидеть в цветущем состоянии.

В ботаническом саду можно познакомиться также с оригинальным травянистым растением из семейства амариллисовых *Anigosanthus manglesii*, эндемиком юго-западной Австралии (английское название его kangaroo paw — лапа кенгуру). Это растение является ботанической эмблемой штата Западная Австралия (подобные эмблемы есть у всех штатов страны).

В некоторых местах в ботаническом саду мы видели на почве сплошной бело-розовый ковер цветущих бессмертников (everlastings). Эти однолетние растения из семейства сложноцветных (более десятка видов) специально здесь выращиваются с декоративными целями. Все они — местные, западно-австралийские растения.

В ботаническом саду можно видеть также интересный экспонат — спиленный ствол крупного экземпляра дерева карри (*Eucalyptus diversicolor*). Длина ствола 32, диаметр в самой нижней части 2.4 м, весит он 110 т. Данный вид эвкалипта — одно из самых высоких деревьев в мире (достигает 86 м). Растет в диком виде на крайнем юго-западе Австралии, в нескольких сотнях километров южнее Перта. Именно оттуда и был привезен тот ствол, который экспонируется в ботаническом саду. Карри имеет большое лесопромышленное значение. Красновато-коричневая очень прочная древесина этого эвкалипта широко используется как строительный материал и для различных других целей. Кроме того, карри — отличный медонос.

В ботаническом саду культивируются в основном растения Западной Австралии. Кроме того, имеются четыре небольших отдела, в которых представлена флора других мест: 1) восточной части Австралии, 2) Калифорнии, 3) Средиземноморья, 4) Южной Африки.

На территории Королевского парка сохраняется естественная растительность — разреженный ксерофитный эвкалиптовый лес (он развивается здесь на песчаной почве). В древесном ярусе встречаются *Eucalyptus marginata*, *E. calophylla*, *E. gomphocephala*, *Casuarina fraseriana*, некоторые древовидные банксии (особенно обильна *Banksia attenuata*). Под ними растут различные виды акаций, травяные деревья (*Xanthorrhoea*), саговник *Macrozamia reidlei* и др. Повсюду на почве встречается *Anigosanthus manglesii* с красивыми причудливыми соцветиями, в которых сочетаются темно-зеленый и ярко-красный цвета. Это растение строго охраняется законом, рвать его запрещено (нарушение запрета карается крупным денежным штрафом). Среди других травянистых растений можно назвать *Gladiolus* sp. с душистыми розовыми цветками, *Drosera* sp. с узкими листьями, орхидею *Elythranthera brunonis* с фиолетовыми цветками и др.

В Перте имеется два университета, в которых обучается более 12 000 студентов, есть отделения ботаники. Всего в Австралии имеется 18 университетов: в некоторых крупных городах по два и даже по три университета.

Во время поездки на автобусе из Перта на юг в сторону г. Варона (Waroona) представилась возможность немного познакомиться с естественной растительностью юго-западной Австралии. Дорога шла все время по равнине с небольшими всхолмлениями. Коренная растительность — редкостойные эвкалиптовые леса — сохранилась лишь в немногих местах. Из эвкалиптов часто встречается марри (*Eucalyptus calophylla*). Древесный ярус редкий, местами он еще более изрежен рубками. Под эвкалиптовыми деревьями растут кусты разнообразных акаций, желтые от множества цветков, и отдельные экземпляры травяных деревьев. Подлесок обычно редкий. Леса данного района — очень сухие, в них часто случаются пожары. Следы пожаров видны повсюду — многие стволы эвкалиптов обгоревшие, совершенно черные. Однако пожары почти не вредят эвкалиптовым деревьям. Они очень стойки против огня. От обгоревшего, черного, казалось бы, мертвого ствола через некоторое время отрастает молодая зеленая поросль. Следы пожара носят на себе и многие стволы травяных деревьев — они тоже черные. Эти растения также хорошо переносят воздействие огня.

Лесов на нашем пути попадалось немного. Встречались главным образом луга с отдельно стоящими деревьями эвкалиптов или вовсе без них. Характерная ботаническая особенность данного района — широкое распространение иноземного сорного травянистого растения *Arctotheca calendula* (*Cryptostemma calendulaceum*) из семейства сложноцветных. Родина растения — Южная Африка. Этот сорняк с крупными бледно-желтыми соцветиями-корзинками местами настолько обилен, что создает сплошной желтый фон на лугах (как у нас дикая редька на некоторых сильно засоренных полях).

Следующим городом, который мы посетили, была Аделаида, столица штата Южная Австралия. По типу климата этот город близок к Перту, но здесь выпадает несколько меньше осадков (534 мм). Среднегодовая температура почти такая же (17.3°). В Аделаиде, как и в Перте, лето жаркое и сухое, а зима прохладная и дождливая.

Аделаиду называют городом садов, здесь действительно много зелени. Декоративная флора города и пригородов довольно богата, много вечнозеленых деревьев и кустарников. Встречаются разнообразные пальмы, *Pinus pinaster*, *Araucaria excelsa*, *Cupressus sempervirens*, *Cedrus* sp., *Eriobotrya japonica*, *Olea europaea*, *Callistemon* spp., *Cortaderia argentea*, *Wisteria sinensis*, крупные деревья *Fraxinus* sp., *Platanus* sp. В Аделаиде нам впервые встретились мощные деревья каких-то вечнозеленых фикусов с досковидными корнями.

В городе имеется ботанический сад, занимающий площадь 18 га (посетить его не удалось). Есть также два университета. Один, очень известный в стране (Adelaide University), основан около 100 лет назад, в нем обучается до 10 000 студентов. Другой (Flinders University) основан немногим более 10 лет назад, здесь до 4000 студентов. В первом имеется отдел ботаники, возглавляемый профессором Мартином (Peter Martin). Другим ботаническим учреждением в Аделаиде является гербарий штата (State Herbarium), во главе которого стоит доктор Джессоп (J. Jessop). Ботанические исследования ведутся также в Сельскохозяйственном институте Вейта (Waite Agricultural Institute). В Аделаиде я познакомился только с одним ботаником — доктором Симоном (D. E. Symon), который работает в отделе агрономии упомянутого института. Он занимается ревизией дикорастущих австралийских видов семейства пасленовых, в особенности видов *Solanum* (в Австралии известно 80—90 видов этого рода).

Из Аделаиды мы совершили экскурсию на автобусе в винодельческий район Южной Австралии — в долину Баросcы (Barossa Valley), расположенную в нескольких десятках километров к северо-востоку от города.

В начале пути нам встречалось много деревьев маслины. Климат данного района очень благоприятен для маслины, имеются обширные плантации этого полезного растения. На холмах в окрестностях Аделаиды растет в диком виде древовидная филлодийная акация *Acacia melanoxylon*, знакомая нам по Батумскому ботаническому саду (в районе Перта это дерево мы не видели).

На полях у дороги, по которой мы проезжали, местами были заметны большие фиолетовые пятна цветущего травянистого растения *Echium* *lycopsis* (*E. plantagineum*). Это растение, как и уже упоминавшаяся *Arctotheca calendula*, — заносный сорняк, широко распространенный в Австралии. Он попал сюда из Средиземноморья. Иноземных сорняков на австралийском континенте довольно много, они вытесняют местные растения. Только в одном штате Южная Австралия, как мне сказали, насчитывается 400—500 видов таких сорняков (большинство их занесено из Средиземноморья).

Естественная растительность холмистых окрестностей Аделаиды представлена негустыми эвкалиптовыми лесами, в которых много кустарниковых акаций.

Долина Бароссы — довольно обширное ровное пространство среди крупнохолмистой местности. Здесь много виноградников, имеются заводы, изготовляющие высококачественные вина, известные на мировом рынке. На неполивных виноградниках урожай ягод достигает 6—8 т/га. Сбор урожая производится в течение февраля—апреля. В долине Бароссы нередко встречаются посаженные деревья средиземноморской *Ceratonia siliqua*. Они хорошо растут и плодоносят. Много таких деревьев можно видеть, например, на улицах г. Танунда (Tanunda). Кое-где у дороги попадаются сорные виды *Oxalis* с желтыми и розовыми цветками.

На холмах, окружающих долину, сохранились отдельные деревья эвкалиптов, казуарин, небольшие рощицы. Это — остатки эвкалиптовых лесов, господствовавших прежде в данной местности.

После Аделаиды мы посетили Мельбурн, второй по величине город страны, столицу штата Виктория. Это — самый южный из всех городов, в которых мы побывали, и, следовательно, самый «холодный». Он расположен примерно на той же широте, что и Афины в северном полушарии.

Климат Мельбурна — иного типа, чем в Перте и Аделаиде. Здесь нет летней засухи, увлажнение на протяжении всего года достаточное. Среднегодовая температура 14.7°, осадков выпадает 649 мм. Абсолютный минимум —2.8°, слабые заморозки возможны в течение 5 месяцев года.

В Мельбурне имеется очень хороший ботанический сад, основанный еще в середине прошлого века. Площадь его около 35 га. Сад располагает богатыми коллекциями растений в открытом грунте. Он распланирован очень красиво — как пейзажный парк с многочисленными полянами и лужайками, разделенными извилистыми тропинками. Особую красоту ему придают озера, которые занимают значительную часть территории (более 3 га). Ботанический сад — излюбленное место отдыха жителей Мельбурна. Многие располагаются на отдых прямо на траве лужаек (ходить вне дорожек сада не запрещается). Вход в сад свободный, бесплатный. Благодаря большой научной ценности и живописности мельбурнский сад имеет мировую известность.

Мне удалось довольно подробно осмотреть этот ботанический сад. Здесь в открытом грунте можно видеть много теплолюбивых субтропических деревьев, которые не могут расти в самых теплых районах СССР, даже в Батуми. К числу их относятся, например, вечнозеленые *Ficus macrophylla* и *F. rubiginosa*, которые растут в саду в виде огромных деревьев (оба вида встречаются в диком состоянии на северо-востоке Австралии). Таким же теплолюбивым растением является древовидная *Strelitzia angusta*, стволы ее достигают высоты 6—7 м. Из числа других интересных растений можно назвать древовидный папоротник *Alsophila excelsa* высотой 5—6 м; мощные деревья *Agathis robusta* (у представителей этого рода шишки после созревания рассыпаются на отдельные части, как у пихты и кедра); растущий в виде большого ветвистого дерева суккулентный молочай *Euphorbia ingens* из Южной Африки; необычайно высокие и мощные экземпляры травяных деревьев (*Xanthorrhoea australis*) и др. Своей необычной корой на стволах привлекают внимание деревья *Melaleuca styphelioides*. Кора почти белая, очень рыхлая, легко отделяется в виде полос и несколько напоминает бумагу. Заслуживает упоминания также небольшое вечнозеленое деревце *Agonis flexuosa* из семейства миртовых. Род *Agonis* близок к роду *Eucalyptus*, но отличается тем, что цветки имеют лепестки (у эвкалиптов лепестков нет).

Удивляет своими размерами гигантское травянистое растение из семейства амариллисовых *Doryanthes palmeri*, эндемичное для северо-восточной части Австралии. Растение имеет у земли розетку крупных мечевидных листьев, поднимающихся кверху и превышающих человеческий рост. Из центра розетки выходит огромный стебель, несущий большие темнокрасные цветки.

В ботаническом саду Мельбурна выращивается множество разных пальм — представителей родов *Butia*, *Jubaea*, *Chamaerops*, *Phoenix* (в том числе *Phoenix dactylifera* и *Ph. reclinata*). К стволам некоторых деревьев в саду подвешены специальные дощечки, на которых укреплен эпифитный папоротник *Platycerium*. Этот довольно теплолюбивый папоротник растет здесь круглый год под открытым небом.

На территории сада находится двухэтажное здание, в котором размещаются национальный гербарий штата и ботаническая библиотека — одни из самых крупных во всем южном полушарии. Гербарий был основан в 1860 г. известным австралийским систематиком Мюллером (Ferdinand Mueller). Сейчас в нем насчитывается около 1.5 млн листов. Имеются все дикорастущие виды штата Виктория, почти все растения Австралии, есть гербарные экземпляры растений из всех стран мира. Именно здесь хранятся все типовые образцы Мюллера, их свыше 2000. Тут же находятся сборы Бэнкса (Joseph Banks), Соляндера (Daniel Solander) и других участников экспедиции капитана Кука, относящиеся ко времени его первой высадки в Австралии в 1770 г. Сотрудники гербария за год определяют около 12 000 образцов растений; они поступают для определения от широкого круга лиц и различных организаций (эта работа производится бесплатно).

Библиотека сада исключительно богата и известна во всем ботаническом мире. Я побывал там и видел много разнообразной ботанической литературы, относящейся к систематике растений. Имеется немало книг и на русском языке.

В Мельбурне три университета. В одном из них (The University of Melbourne) мне удалось побывать. Это старейший университет штата, основанный в 1855 г. Он занимает площадь 19 га и расположен в северной части города. Сейчас здесь обучается более 15 000 студентов. В университете меня принимал профессор Чамберс (T. C. Chambers), возглавляющий отдел ботаники (Botany School). Он показал мне территорию и здания университета, небольшой учебный ботанический сад. Здесь есть ряд интересных растений, в числе которых *Cussonia spicata* — крупное дерево из семейства аралиевых, австралийский *Podocarpus elata*, новозеландское хвойное *Phyllocladus trichomanoides* и др.

Интересным с ботанической точки зрения оказалось посещение рынка в Мельбурне, где можно видеть разнообразные экзотические плоды, неизвестные у нас в стране. Продаются, например, зрелые плоды дынного дерева *Carica papaya*. Можно купить также плоды актинидии китайской *Actinidia chinensis*, которые здесь почему-то называют kiwi fruit. По величине и форме они напоминают крупные сливы, снаружи покрытые жесткими рыжими волосками, внутри плода — нежная сладкая мякоть зеленого цвета с многими мелкими черными семенами. Продаются на рынке и плоды вечнозеленой лианы *Passiflora edulis*, которые имеют название passion fruit. Они напоминают черные шары размером чуть больше грецкого ореха. Плод одет плотной, кожистой (как у граната) оболочкой, внутри — кисловатая желто-зеленая слизистая мякоть с семенами.

Коренная растительность в районе Мельбурна — эвкалиптовые леса, образованные различными видами эвкалиптов (*Eucalyptus camaldulensis*, *E. obliqua*, *E. radiata*, *E. dives* и др.). Эти леса отличаются довольно большой сомкнутостью древостоя. В ближайших окрестностях Мельбурна леса почти не сохранились, они есть только в нескольких десятках километров от города, где покрывают склоны низких гор. Пейзаж очень напоминает некоторые предгорные лесистые районы Кавказа.

После Мельбурна мы прибыли в Канберру — столицу Австралии. Канберра — город сравнительно молодой (основан в 1913 г.) и не очень большой по количеству населения (около 200 000 жителей). В отличие от остальных австралийских городов, где мы побывали, он расположен не на морском побережье, а в 100 км от берега, среди невысоких гор (на высоте около 600 м). Климат здесь хотя и не холодный, но более континентальный, чем в Мельбурне. Среднегодовая температура 13.3°, осадков выпадает 571 мм. Абсолютный минимум —10.0°, заморозки возможны в течение 10 месяцев года, безморозный период длится в среднем 143 дня. Иногда выпадает снег и лежит некоторое время.

Канберра — город-парк. Здесь очень много зелени, цветов, декоративных деревьев и кустарников из разных стран. Многие деревья привезены из Японии. Всего в городе насчитывается более 15 000 деревьев. Дома утопают в зелени, расположены очень далеко друг от друга.

В Канберре имеется университет (The Australian National University). Он основан в 1946 г., занимает территорию около 128 га. Здесь обучается более 5000 студентов (среди них значительное число иностранцев), проходят стажировку специалисты из разных стран, включая СССР. Библиотека университета насчитывает более 800 000 томов.

В университете, на отделении ботаники, работает известный специалист по геоботаническому картографированию профессор Карнахан (J. A. Carnahan). Он — автор карты растительности Австралии и о принципах ее составления докладывал на XII Международном ботаническом конгрессе.

В Канберре есть ботанический сад, занимающий площадь около 40 га. Он расположен на склонах Черной Горы в месте, защищенном от сильных ветров. В ботаническом саду хорошо представлена австралийская флора. Растения размещены по семействам. Имеется также участок, отведенный под флору вечнозеленого дождевого леса (он находится в овраге). Для создания необходимой влажности здесь с помощью особой дождевальной установки специально распыляется вода. Ботанический сад сравнительно молод. Первые деревья были посажены в 1949 г., официальное открытие сада состоялось в 1970 г.

Коренная растительность в районе Канберры — эвкалиптовые леса с акациями в подлеске. Лесных массивов в окрестностях города сохранилось немного, чаще встречаются редколесья и отдельно стоящие эвкалиптовые деревья на фоне травянистой растительности. Главнейшие виды эвкалиптов в этом районе — *Eucalyptus melliodora*, *E. polyanthemos*, *E. blakelyi*, *E. rossii*, *E. mannifera*. Из акаций нужно назвать *Acacia diffusa*, *A. baileyana*, *A. buxifolia*, *A. dealbata*.

Эвкалипты и акации — наиболее распространенные деревянистые растения Австралии. Проезжая по различным районам страны, мы все время видели зеленые деревья эвкалиптов, часто встречали желтые от цветков акации. Зеленый и желтый цвета — самые распространенные в Австралии. Эти два цвета считаются национальными австралийскими.

Затем мы посетили Сидней — столицу штата Новый Южный Уэльс. Как известно, в этом городе намечено проведение следующего, XIII Международного ботанического конгресса — в 1981 г. Сидней — самый крупный город страны, его называют маленьким Нью-Йорком. Здесь живет более 3 млн человек. Город живописно расположен на холмах по берегам морского залива, глубоко вдающегося в сушу и сильно разветвленного.

Климат Сиднея — субтропический, теплый и влажный. Среднегодовая температура 17.4°, годовое количество осадков 1210 мм. Осадков выпадает столько, что на протяжении всего года увлажнение достаточное или даже избыточное, засушливого периода нет. Заморозков никогда не бывает (абсолютный минимум 2.1°).

На улицах города и в пригородах встречается много теплолюбивых декоративных деревьев и кустарников — древовидные папоротники, разнообразные пальмы, крупные экземпляры вечнозеленых фикусов, *Euphorbia pulcherrima* (*Poinsettia*), *Strelitzia* sp., *Bauhinia* sp., *Camellia japonica*, *Callistemon* spp., *Azalea indica* и др. Особенно привлекает внимание красиво цветущий вечнозеленый кустарник из семейства протейных *Telopea speciosissima*. Его ярко-красные большие соцветия несколько напоминают по внешнему виду соцветия георгин или хризантем. Это растение — ботаническая эмблема штата.

В Сиднее имеется ботанический сад, расположенный в центре города; площадь его около 50 га. Коллекции сада очень богаты. Здесь можно встретить в открытом грунте растения различных тепловых поясов — от довольно холодостойких видов, хорошо растущих у нас на черноморском побережье Кавказа (*Lonicera fragrantissima*, *Wisteria sinensis*), до настоящих тропических. К числу последних надо отнести *Cinnamomum verum* (*C. zeylanicum*), *Schizolobium parahybum*, *Monstera deliciosa*, пальмы *Phoenix reclinata*, *Ph. sylvestris*, *Ph. roebelenii*, *Roystonea regia*, папоротник *Angiopteris evecta* и др.

Очень богата коллекция пальм — около 90 видов. Помимо иноземных пальм, есть и австралийские. В Австралии в диком виде растут 35—40 видов этого семейства, принадлежащих к 17 родам. Самый большой по количеству видов австралийский род — *Livistona* (около 12 видов). Один из видов этого рода, *L. australis*, широко распространен на восточном побережье Австралии, он встречается в трех штатах — Виктория, Новый Южный Уэльс и Квинсленд. Данная пальма растет в диком виде и неподалеку от Сиднея.

В ботаническом саду довольно много древовидных папоротников. Среди них австралийские *Cyathea woollsiana*, *C. cooperi*, *Dicksonia antarctica*, новозеландская *Cyathea medullaris*. Высота некоторых папоротников достигает 9—10 м.

В саду есть несколько видов древовидных вечнозеленых фикусов, в том числе австралийский *Ficus watkinsiana* с очень крупными соплодиями (как у инжира), *F. virens* и др. Имеются крупные экземпляры некоторых видов *Agathis* — *A. vitiensis* с Фиджи, *A. moorei* с Новой Каледонии. У этих южных хвойных деревьев — необычно широкие листья и оригинальная пятнистая кора, как у платана.

Из отдельных интересных растений можно упомянуть австралийское вечнозеленое дерево из семейства миртовых *Backhousia citriodora*, листья которого при растирании пахнут лимоном; эпифитный папоротник *Platycerium bifurcatum*, растущий в диком виде близ Сиднея; крупные экземпляры *Cycas circinnalis* и *Dracaena draco*; австралийское «бутылочное дерево» *Brachychiton rupestre* с необычайно толстым, вздутым стволом; дерево *Pandanus forsteri* с острова Лорд Хау и др.

Обращает на себя внимание довольно большое количество растений из Южной Африки. Среди них стоит отметить кустарник *Erythrina acanthocarpa* с красивыми цветками, в которых сочетаются желтый и красный цвет, и плодами, покрытыми шипами; деревянистую *Asparagus macowani*.

Ботанический сад мне показал сотрудник этого учреждения — систематик Родд (Anthony N. Rodd).

В Сиднее три университета. В одном из них (The University of Sydney) мне удалось побывать. Этот университет — старейший в Австралии, здесь обучается более 16 000 студентов. На отделении биологии (The School of Biological Sciences) читается ряд ботанических лекционных курсов (теория и практика систематической ботаники, экология растений, физиология растений, использование растительных ресурсов, принципы цитотаксономии, палинология, микология, экономическая ботаника и др.). Главнейшие направления научных исследований в области ботаники — биофизическое изучение свойств клеточных мембран, физиология и экология растений. В университете меня принимал старший преподаватель по биологии (Senior Lecturer in Biology) доктор Крэм (W. J. Cram). Тема его научной работы связана с изучением свойств клеточных мембран и транспорта ионов и метаболитов в растительных клетках.

Во время нашего пребывания в Сиднее состоялась экскурсия в Голубые Горы, расположенные примерно в 70—100 км к западу от города. Эта была одна из самых интересных и приятных экскурсий. Дорога сначала шла по холмистой приморской равнине, на которой стоит Сидней, а затем стала подниматься все выше и выше в горы. В конце пути в районе г. Катомба (Katoomba) мы поднялись на высоту более 1000 м. Местность здесь очень живописная, среди лесистых гор тут и там видны крутые скалистые обрывы, кое-где возвышаются отдельные гигантские глыбы скал. Голубые Горы почти сплошь покрыты эвкалиптовыми лесами и названы так не случайно — издалека они действительно имеют синеватый оттенок. Леса на склонах гор образованы различными видами эвкалиптов (*Eucalyptus punctata*, *E. squamosa* и др.), на некоторых деревьях были видны белые цветки. В подлеске распространены разнообразные вечнозеленые кустарники, в том числе виды *Banksia*, *Acacia*, *Hakea*. На дне глубоких ущелий растут в диком состоянии древовидные папоротники.

Последним городом, который мы посетили в Австралии, был Брисбен, столица штата Квинсленд. Это — самый северный и самый теплый из всех городов, где мы были. Он расположен на широте Дели и Среднего Египта. Климат здесь почти тропический, очень теплый и довольно влажный. Среднегодовая температура 20.4°, годовое количество осадков 1145 мм. На протяжении всего года выпадает достаточное или даже избыточное количество осадков, заморозков никогда не бывает (абсолютный минимум 2.3°).

В Брисбене в качестве декоративных растений широко распространены деревья *Jacaranda* sp., сплошь покрытые синими цветками; деревца *Bauhinia* sp. с крупными розовыми цветками; разнообразные по окраске *Bougainvillea* и *Hibiscus rosa sinensis*. Некоторые из этих растений мы видели в Австралии впервые.

На улицах Брисбена и в пригородах нам встретились настоящие тропические растения, которых не было во всех других городах — манговые деревья с плодами, сахарный тростник, деревья панданусов, *Ravenala* sp. В окрестностях Брисбена есть плантации ананасов.

Особый интерес для ботаника представляет в Брисбене ботанический сад (площадь его около 20 га). Нигде до сих пор нам не приходилось видеть так много тропических растений в открытом грунте. Среди них большие деревья фикусов (*Ficus elastica*, *F. benghalensis*, *F. religiosa*), *Swietenia mahagonii*, *Delonix regia*, *Elaeis guineensis*, *Spathodea campanulata*, плодоносящие экземпляры *Carica papaya*. У некоторых фикусов (индийский *F. benghalensis*, австралийский *F. nitida*) хорошо развиты корни-подпорки, отрастающие от горизонтально распростертых толстых боковых ветвей и имеющие вид стволов.

Ботанику из умеренного пояса северного полушария многие растения сада совершенно незнакомы. Таковы, например, некоторые деревья, которые мы застали в цветущем состоянии (*Schotia brachypetala*, *Brownea grandiceps*, *Tabebuia chrysantha*). Среди примечательных растений сада надо упомянуть крупные высокие экземпляры *Ravenala* sp. с хорошо выраженным стволом и оригинальным расположением листьев наподобие веера; огромное дерево *Dracaena draco*, имеющее солидный возраст (посажено около 1862 г.); австралийский *Pandanus angulatus*, растущий небольшой куртиной (родина его — северные районы штата Квинсленд). Очень декоративны кустарники *Calliandra haematocephala* и *Eugenia wilsonii* с ярко-красными пушистыми шарами соцветий (у последнего вида они очень большие — величиной с апельсин).

В Брисбене имеется два университета (посетить их не удалось).

Коренная растительность в окрестностях города — эвкалиптовые леса. По внешнему облику и структуре они очень напоминают те леса, которые мы видели раньше в окрестностях Мельбурна и Сиднея. Древесный ярус этих лесов довольно густой, главные деревья — *Eucalyptus maculata*, *E. tereticornis*, *E. acmenioides*, *E. tessellaris* и др. Многие эвкалиптовые леса восточной Австралии внешне довольно похожи на лиственные леса средней России в летний период.

В районе Брисбена кое-где в низовьях рек, впадающих в море, встречается мангровая растительность. Она распространена на небольших площадях и представлена низкорослыми зарослями вечнозеленых кустарников.

Посещением Брисбена и его окрестностей закончилась наша поездка по Австралии. Хотя это была короткая туристская поездка, а не ботаническая экспедиция или командировка, она все же дала много ботанических впечатлений.

В заключение хочу сердечно поблагодарить членов общества дружбы «Австралия—СССР», австралийских ботаников и всех австралийцев, с которыми приходилось встречаться, за теплый, радушный прием и помощь в ознакомлении с ботаническими достопримечательностями Австралии.

Московский
государственный университет.

Получено 22 XII 1975.

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 93/99 : 581.9 (575)

## ОБЩИЕ И РЕГИОНАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ФЛОРОГЕНЕТИКИ

### (К обсуждению книги Р. В. Камелина «Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии». Л., «Наука», 1973 : 1—345).

B. A. YURTSEV. (A REVIEW). GENERAL AND REGIONAL PROBLEMS IN FLOROGENETICS (THE DISCUSSION OF THE BOOK: R. V. KAMELIN. A FLOROGENETIC ANALYSIS OF A NATURAL FLORA OF THE MOUNTAINOUS MIDDLE ASIA. L., «NAUKA», 1973)

Книга Р. В. Камелина — одна из самых интересных и значительных работ в области флористики и ботанической географии территории СССР и сопредельных стран из числа увидевших свет за последние годы. В ней подведены итоги более чем 10-летних исследований автора в горной Средней Азии, критически осмыслена огромная литература по флоре, растительности и природным условиям не только этой территории, но и самых отдаленных частей земного шара (лишь часть литературных источников включена в библиографический список, насчитывающий 908 названий), проработан необозримый коллекционный материал центрального и региональных среднеазиатских гербариев СССР. Изданная неоправданно малым тиражом (900 экз.), книга стала библиографической редкостью в первые же месяцы после выхода в свет, что также является одним из объективных тестов ее значения и актуальности.

Тема работы — анализ флоры бассейна р. Варзоб, прорезающей южный склон Гиссарского хребта. Однако заглавие книги можно понять и иначе — как «анализ естественной флоры горной Средней Азии в целом», и это второе толкование вернее передает масштаб исследования. Но научное значение работы Камелина выходит далеко за рамки региональных проблем Средней Азии.

Как всякое интересное, живое исследование, книга будит мысль, подчас вызывает желание спорить, и в этом также ее стимулирующее значение для развития флористической и исторической фитогеографии.

Глава I называется «К методике флорогенетического исследования» (стр. 5—26). В этой главе в сжатой форме излагается кредо Камелина — флорогенетика; предпосланная «региональным» главам, она фактически обобщает с методической точки зрения опыт проведенного им исследования; здесь же рассматриваются основные термины и понятия флорогенетики, предлагается система этих понятий, косвенно затрагивается вопрос и о месте флорогенетики в системе наук, подробнее обсужденный автором в специальной статье (Камелин, 1969). Основное внимание уделено методам и программе флорогенетических исследований. Замечу, что это, безусловно, программа-максимум, и ее можно рекомендовать далеко не каждому, даже опытному ботанику. Так, помимо скрупулезного изучения в самых различных отношениях флоры достаточно обширной территории, рекомендуется выполнить критическую ревизию флор окружающих, а также более отдаленных территорий на основе единой концепции вида; провести филогенетический анализ большинства таксонов, представленных во флоре, включая полную обработку серии родов и критическую ревизию обработок других авторов (в программу обработки входит кариосистематический, геногеографический и даже гибридологический анализ полиморфных таксонов и т. д.). По-видимому, осуществление такой работы в ее полном объеме было бы по плечу только творческому коллективу систематиков и флористов, согласованно работающих по единой программе. Однако Камелин осуществил значительную часть «программы-максимум» своими силами.

Соображения автора по общим вопросам флористики, флорогенетики, систематики представляют немалый интерес в связи с весьма недостаточной разработанностью теории ботанической географии, и в частности науки о флоре. Ввиду дискуссионности и важности этих вопросов я позволю себе подробнее остановиться на тех пунктах главы I, в которых я расхожусь с автором.

Флорогенетику автор определяет как науку «о составе и генезисе флор в связи с эволюцией слагающих эти флоры растений в конкретных геоисторических условиях» (стр. 5). В таком виде это скорее определение всей науки о флоре (флористики, флористической географии растений), тем более что рассмотрение объекта в его динамике и генезисе является неотъемлемой частью современной научной методологии. Если все же выделять изучение генезиса флоры в самостоятельную дисциплину, то достаточно определить ее как науку о происхождении современных флор — это сразу отделит ее от разделов палеоботаники, изучающих историю флор любых отрезков геологического времени. Несмотря на то что эволюция растений (в первую очередь видов) действительно является стержневым фактором истории флоры, нет необходимости вводить этот момент в определение науки, тем более что в число элементарных факторов флорогенеза входят также расселение видов и их вымирание; последние два процесса могут давать быстрый и значительный флорогенетический эффект и без существенной эволюционной перестройки самих таксонов.

Хотя и с оговорками, Камелин трактует флорогенетику как особый раздел систематики растений (см. также: Камелин, 1969), полемизируя с М. Г. Поповым (1963), широко популяризовавшим этот термин в своей посмертно изданной книге «Основы флорогенетики».[1] Попов считал флорогенетику частью ботанической географии, или географии растений, видоизменением исторической фитогеографии; по существу с ним согласны и другие ботанико-географы. Я также разделяю этот взгляд. Если систематика изучает объединения растений по их родству, имея дело с популяционно-видовым уровнем организации и его производными, то объектом флористики и «флорогенетики» являются географические комплексы или системы видов, т. е. единицы иного ряда и к тому же более высокого уровня. Флора как система отнюдь не может быть определена суммой свойств составляющих ее видов и рас, о чем говорит хотя бы ограниченное варьирование числа видов в одной конкретной флоре в пределах крупных фитохорий безотносительно к варьированию состава самих видов (Толмачев, 1970). Камелина «отпугивает» возможность причисления флорогенетики к географическому циклу дисциплин, «отлучения» ее от биологии. Однако ботаническая география в ее широком понимании как раз и представляет сферу наложения и совмещения интересов ботаники (в первую очередь систематики растений, но не только ее!) и географии, область применения географических методологии и методов к биологическим объектам, поле синтеза биологических и географических методов, т. е. одну из пограничных областей знания. В этом ботанико-географическом синтезе — существо и сама стихия общей ботанической географии и таких ее разделов, как наука о флоре (флористика, флористическая фитогеография), что проявляется и в подходе к восстановлению истории флоры. Рецензируемая работа ярко демонстрирует особенности и достоинства как раз такого подхода к вопросам флорогенеза. Это и «полисистематика», и фитохорология, и экология, и геоботаника, и палеогеография, спаянные воедино. Говоря о значении флорогенетики для науки и практики (стр. 26), Камелин не отметил, что именно она обогащает флористику динамической концепцией флоры и что без познания истории флоры, законов ее развития невозможно построить обоснованный прогноз дальнейших изменений растительного покрова. Наука о флоре должна иметь свою теорию (теорию строения, жизни и развития флоры как природной системы) и свои специальные региональные разделы, изучающие и объясняющие, исходя из общих принципов фитогеографии, систематики, физической географии и других дисциплин, своеобразие региональных флор в их формировании и развитии.

---

[1] См. также работу А. И. Толмачева (1957). Недостатки данного термина (соединение латинского корня с греческим, чисто внешнее созвучие с названием другой науки — генетики) отмечают А. Л. Тахтаджян (1970а) и Ан. А. Федоров (1972).

Что же касается вопроса о специфичности основного метода «флорогенетики» (наложение предполагаемого хода эволюции видов на предполагаемый ход изменения физико-географических условий территории с взаимной проверкой того и другого), то в сущности он заимствован «флорогенетикой» у палеогеографии; это и есть применение географической методологии к изучению истории. Выделение эволюции таксонов из общего комплекса проявлений развития географической среды — всего лишь методический прием, продиктованный задачами первого (аналитического) этапа исследования, когда важно раздельно использовать каждый независимый источник информации в интересах последующего перекрестного контроля. Сопоставление филогенетической истории таксонов, слагающих флору, — основная область компетенции флориста—флорогенетика и систематика; естественно, что на нее он и должен делать основной упор, дабы «выжать» максимум информации о прошлом из своего материала. Сама же по себе обработка тех или иных систематических групп с целью выяснить их филогенетическую историю отнюдь не составляет существа или специфики флорогенетического метода: то, что для систематики — «выход» (обработки, завершенные филогенетическим анализом группы), для флорогенетики — «вход». Сама процедура флорогенетического анализа заключается не в обработке группы за группой, а в попытке согласовать независимо полученные выводы по истории разных таксонов, слагающих флору, между собой и с имеющимися сведениями по истории данного участка суши; для этого требуется знание законов композиции флоры (растительного покрова) и ландшафтов в целом. Разумеется, что для того чтобы грамотно вносить флористические и палеогеографические коррективы в историко-филогенетические построения, касающиеся той или иной группы, флорогенетик должен быть и квалифицированным систематиком, а не только фитогеографом (на чем справедливо настаивает автор книги); в свою очередь систематик должен быть фитогеографом для того, чтобы успешно работать географо-морфологическим методом. Данные по истории таксона, полученные на основе его систематико-филогенетического анализа, всегда гипотетичны, так как любая группа представляет даже для ее монографа живую «историческую шараду» с массой неизвестных, однако «систематизация шарад», которую производит флорогенетик, помогает со значительной степенью достоверности судить о некоторых этапах расселения и дифференциации, повторяющихся в истории многих групп.

Другой источник исторической информации, вполне доступный «флорогенетику», заключается в статистическом анализе корреляций между разными географическими, экологическими и морфобиологическими особенностями таксонов, слагающих флору, о чем в книге не сказано. Упрощенно изложен вопрос о количественном сравнении флор.

Нет достаточной четкости в трактовке автором элементов флоры и флористических комплексов. На стр. 8 и 12 элемент флоры дважды определяется как объединение видов на основе сходства их истории, т. е. как генетический, или флорогенетический, элемент; вслед за этим мы узнаем, что принципов выделения элементов флоры и категорий этих элементов немало, что самая объективная категория элементов — географические элементы, хотя для флорогенетики особенно важно выделение генетических элементов. Мне кажется, что при классификации категорий элементов флоры подразделения флоры по современным признакам таксонов (географическим, экологическим, фитоценотическим и др.) должны быть отделены на самом высоком уровне от подразделений, установленных по тем или иным особенностям истории видов (т. е. сфера фактов должна отделяться от сферы гипотез); далее в обоих классах следует отделить категории элементов, отражающие общие особенности таксонов, от категорий, характеризующих их поведение или судьбу в данной флоре.

В трактовке флористического комплекса автор поддерживает М. Г. Попова, определяющего флористический комплекс (ФК) по существу как экологически определенный флорогенетический элемент; однако сам автор рассматривает ФК как «совокупность автохтонных элементов флоры, возникших в экологическом соответствии с природными условиями той. . . территории, где сформировалась флора». Я не могу согласиться с тем, что ФК может быть только автохтонным. Кроме того, из дальнейших глав книги видно, что несколько экологически отличных флористических комплексов могут находиться в экологическом соответствии с природными условиями данной территории и автохтонно развиваться на ней.

Мне кажется, что термин ФК (как и элемент флоры) может быть отнесен к естественным объединениям видов по разным признакам, и потому целесообразно всегда указывать, о какой категории ФК идет речь (например, «историческая свита» или флорогенетический комплекс видов; флороценотический комплекс, и т. д.). Многие категории флористических комплексов вполне соответствуют одноименным элементам флоры с той разницей, что ФК могут включать виды, не представленные в данной флоре. Сумма видов, входящих во все элементы флоры (одной и той же категории), должна быть равна видовому богатству флоры, что следует из существа понятия «элемент» как составная часть. Для некоторых категорий флористических комплексов (даже если рассматривать только виды данной флоры) последнее условие не обязательно, например, для флористических комплексов разных классов экотопов или разных классов сообществ (в том числе и флороценотипов); флористические комплексы различных эколого-топографических подразделений территории флоры обычно включают известную долю общих видов. Однако разные флорогенетические комплексы едва ли могут иметь перекрывающийся состав. Очень жаль, что в книге не описана процедура выделения ФК, хотя бы на основе огромного опыта самого автора. Основные ФК, фигурирующие в книге, по названию совпадают с некоторыми флороценотипами, т. е. с дробными, географически конкретными типами растительности в трактовке П. Н. Овчинникова. Между тем из глав второй и третьей становится ясно, что виды одного ФК могут входить в разные флороценотипы; очевидно, ФК именуются по наиболее характерному флороценотипу, используемому отчасти как эмблема ФК. Из других замечаний по этому разделу приведу еще три: 1) говоря о возрасте флоры, следует уточнять, о какого ранга фитохориях и о каких чертах флоры идет речь; 2) естественные флоры должны быть ограничены прежде всего флористическими границами соответствующего ранга, а не любыми природными границами; не случайно автор разделяет флору Копет-Дага на три естественные флоры, исходя из данных по самой флоре; 3) включение автором в число критериев элементарной естественной флоры наличия хотя бы одного эндемичного вида в бассейне реки, очевидно, имеет лишь региональное значение (для флор с богатым локальным эндемизмом; да и здесь отсутствие эндемиков в бассейне данной реки также может характеризовать ее естественную флору). В северных областях довольно крупные фитохории могут не иметь эндемиков, но хорошо узнаваться по специфическому сочетанию неэндемичных таксонов.

Большинство сделанных замечаний относится к уточнениям основных понятий и их соотношения. Что же касается существа направления и методов, разрабатываемых Камелиным вслед за другими ботаниками, изучающими историю флоры, то я их всячески поддерживаю. Флора, как ее понимает и главное изучает Камелин, — не просто набор таксонов разного ранга, а природная система региональных популяций видов и рас, образующих в своем взаимодействии на фоне мозаичной среды растительный покров территории. Поэтому и флорогенез изучается автором не сразу для всей флоры в целом, а в рамках крупных эколого-ценотических подразделений — флороценотипов, точнее их экологически близких групп.

Глава II (стр. 27—138) носит название «Флора бассейна р. Варзоб и ее положение в системе ботанико-географического районирования Средней Азии». Предварительный конспект флоры ущелья р. Варзоб опубликован автором в отдельной работе (Камелин, 1971), где приведено 1455 видов сосудистых растений; в рецензируемой книге их число возросло до 1535. Первый раздел главы содержит сжатый очерк природных условий территории (стр. 27—37), перечень дробных типов растительности — флороценотипов, краткое, но содержательное описание растительности по ландшафтным районам, конспект поясов растительности. В трактовке и названиях [2] флороценотипов автор следует традициям школы П. Н. Овчинникова, принимая наиболее дробную трактовку ряда флороценотипов, в частности «полусаванны» и «арчевников»; все разнообразие флороценотипов (17) сведено в 6 групп по их отношению к ведущим экологическим факторам (в основном к теплу и влаге). Пояса трактуются как конкретные полосы, объединяющие определенный набор флороценотипов с налегающими высотными пределами.

Следующий раздел (стр. 38—39) посвящен анализу флоры бассейна р. Варзоб (исключая флорогенетический анализ, вынесенный в отдельную главу). В сравнительном плане оцениваются видовое богатство флоры, ее таксономическая структура и пропорции, поясное распределение, соотношение жизненных форм по видоизмененной автором системе И. Г. Серебрякова и отдельно по видоизмененной им системе Раункиера, соотношение «геоэкологических групп» (по водному режиму экотопов и отдельно по степени затененности), соотношение групп по типу распространения семян, окраске венчика и т. д. Далее рассматривается распределение видов по флороценотипам с выделением верных видов для каждого, проводится флористическое сравнение флороценотипов между собой; наконец, выделяется 48 типов ареалов, подсчитывается соотношение соответствующих географических элементов флоры и рассматривается состав эндемиков бассейна р. Варзоб.

Перед нами один из самых скрупулезных анализов флоры, которые когда-либо выполнялись. К сожалению, других элементарных естественных флор, проанализированных столь же детально и по той же схеме, пока нет и не только в пределах Средней Азии; однако данный опыт имеет значение эталона. Обсуждение автором результатов каждого вида анализа проводится отнюдь не формально и приводит к существенным обобщениям. Так, интересен анализ распределения видов по подклассам системы Тахтаджяна, выявивший очаги концентрации видов в отдельных семействах ряда подклассов и отсутствие таковых в других подклассах. Показано, что более половины видов приурочено к поясам, где есть лесные группировки, что наибольшее число видов (в том числе и верных) отмечено в «чернолесье», что виды, переносящие затенение, составляют несколько менее трети флоры, однако облигатных омброфитов (тенелюбов) всего 20 видов. Это позволило автору сделать важный вывод, что флора Варзоба не является настоящей лесной флорой, несмотря на значительное разнообразие в ней древесных растений.

Автор выступает против усложнения классификации типов ареалов за счет принятия «коробочных» (т. е. иерархических) схем, однако его схема, включающая 48 равноценных типов, трудно обозрима. Не случайно он объединяет затем эти 48 типов в меньшее число групп типов, что логичнее было бы сделать уже при самом обзоре типов ареалов, отразив эту группировку и в табл. 15. Приводимые в конце перечня дизъюнктивные типы ареала (№№ 35—47) стоило бы рассматривать вместе с недизъюнктивными типами ареалов сходной общей конфигурации как особые подтипы последних (особые подтипы выделены в некоторых типах, например, №№ 4, 7, 17, 19). Ценно, что для каждого географического элемента показано распределение видов по флороценотипам (как правило, очень неравномерное). Важный общий вывод географического анализа таков — 41.5% флоры имеют ареалы, ограниченные пределами горной Средней Азии, 10% едва выходят за ее пределы и, кроме того, 26.5% видов распространены шире, но не выходят за пределы Древнего Средиземья. Остальные географические группы представлены несравненно беднее. Уже это говорит об автохтонном характере флоры горной Средней Азии.

---

[2] Ряд названий флороценотипов нельзя признать удачным, например: «чернолесье» (сообщества туркестанского клена и грецкого ореха — сильно измененные дериваты настоящего чернолесья, т. е. сомкнутого листопадного мезофитного леса), «полусаванна» (сходство с настоящей саванной слишком невелико и чисто физиономическое), «шибляк» (см. ниже).

Последний раздел II главы (стр. 89—138) посвящен положению флоры Варзоба в системе ботанико-географического районирования горной Средней Азии; научная ценность сведенного здесь материала и итоговых обобщений по районированию исключительно велика. Выполняя программу-максимум, автор оценивает богатство естественной флоры Варзоба, подбирая на основе ревизии частных списков данные по другим естественным флорам, проводит двустороннее сравнение состава флоры Варзоба с сопоставимыми флорами горной Средней Азии и сопредельных территорий, выделяя основные дифференциальные комплексы видов (прежде всего эндемиков) и характеризуя общую ботанико-географическую ситуацию; так шаг за шагом вырисовываются основные фитогеографические рубежи, намечаются контуры фитохорий. Меня как исследователя флор горного Северо-Востока Азии (обширной, сложно расчлененной страны с преемственным развитием флоры в течение всего кайнофита) при чтении главы II поражает огромное различие между двумя этими горными странами не только в общем богатстве флор, но и в степени их пестротности, удельном весе и самом характере эндемизма; это свидетельствует об огромных различиях в характере флорогенеза, характере и темпах видообразования. Впрочем, возможно, что соседние горные флоры северной Монголии и юга Восточной Сибири окажутся по некоторым показателям ближе к Северо-Востоку Азии, нежели к горам Средней Азии. Анализ этих различий может дать нам ключ к пониманию специфики флорогенеза в разных природных областях. Поэтому было бы очень интересно исследовать в таком аспекте (по заранее согласованной программе) эталонные флоры в разных фитохориях ультраконтинентального сектора Азии — от Западной Чукотки и Северо-Восточной Якутии до Забайкалья, северной Монголии и гор Средней Азии. Подобная работа вполне по плечу существующим коллективам флористов СССР.

Естественным завершением раздела является оригинальная детальная схема флористического районирования горной Средней Азии на фоне также оригинальной (в ряде отношений) схемы разделения всего Голарктиса, приводимой в книге без обоснования. Голарктис понимается как союз доминионов — Голарктического (что неудобно, так как на практике приводит к неоднозначному употреблению в разных случаях термина «голарктический»), Древнесредиземноморского, Сонорского (куда включается и основная часть Северных Кордильер) и Катазийского (именуемого в другом месте Сино-Гималайским и состоящего из одной Восточно-Азиатской области). Автор широко применяет такие категории, как переходные область, подобласть, провинция, округ. В частности, степные территории запада Евразии трактуются как Понтическая подобласть Бореальной области, переходная к Древнесредиземноморскому доминиону; аналогичная переходная подобласть прерий выделяется и в Америке. В качестве переходных к другим областям или группам провинций рассматриваются Северо-Тяньшанская, Центральнотяньшанско-Заалайская и Памирская провинции, что обосновано в предыдущей части данного раздела. Мне кажется, автор вполне прав, рассматривая равнинно-пустынные и «горнолесные» территории, многократно перемежающиеся на территории Ирано-Туранской фитохории, как две группы провинций единой подобласти, а не как две почти совмещенные подобласти. Схема, конечно, нуждается в доработке и в более полном и совершенном картографическом воплощении (что отчасти уже сделано автором в его докладе на XII Международном ботаническом конгрессе), а все выделы ее — в подробной характеристике. К сожалению, на страницах книги имеется некоторый разнобой в оценке ранга и в номенклатуре одних и тех же фитохорий. Так, Древнее Средиземье трактуется то как область (стр. 71 и др.), то как доминион (стр. 133), южный склон Гиндукуша — то как округ или подпровинция Горной Среднеазиатской провинции (стр. 131), то как отдельная провинция (стр. 134), что, вероятно, отражает разные стадии поиска оптимального решения. Последняя глава «Фрагменты истории флоры горной Средней Азии» (стр. 139—313) и особенно два ее последних раздела безусловно заключают смысловой «центр тяжести» всей книги. В первом же разделе («Спорные вопросы истории Средней Азии», стр. 139—157) дан очень содержательный обзор основной литературы, четко сформулированы дискуссионные флорогенетические проблемы, прежде всего касающиеся относительно мезофитной горной Средней Азии; в заключение перечислено 12 руководящих положений о закономерностях становления и смены флор земного шара, из которых исходил автор в своих флорогенетических построениях. Эти положения даны как некие постулаты, без обоснования, хотя, по-видимому, их обоснование хотя бы частично содержится в трудах, перечисленных несколько ранее (на стр. 154 того же раздела). Некоторые из этих положений безусловно требуют специальных комментариев. Так, положение 1-е — об исходности тропической флоры покрытосеменных — и 3-е — о преобладающем значении в ней влажного тропического леса — следовало бы дополнить обсуждением следующего вопроса: где — в низинах и нижнем поясе гор или же в поясах с более умеренным в термическом отношении климатом — формировалась эта флора до завоевания зональных позиций; другая точка зрения сейчас находит поддержку в филогенетических, ботанико-географических, а косвенно и в палеоботанических данных (см., например, Тахтаджян, 1970б); во всяком случае она заслуживает обсуждения, как и возрождаемая в последнее время гондванская гипотеза, позволяющая предполагать очень раннее, если не первичное, освоение покрытосеменными тропических и субтропических областей с сезонной засушливостью климата (Axelrod, 1970). Серьезных корректив или уточнений заслуживают также положения 5-е (о том, что в кайнофите не было резких изменений общей зональности Земли: но ведь холодные и холодно-умеренные зоны появились не раньше неогена), 7-е (о том, что ледниковый период существенно повлиял лишь на состав холодно-умеренных флор; а как быть с умеренными флорами Европы?) и 12-е (о том, что с верхнего мела развитие флор шло преимущественно за счет автохтонного преобразования зональных флор; это не относится к ряду более молодых зональных комплексов, а по-видимому, и «северному неморальному»).

Два последних раздела носят названия «Возможность существования реликтов донеогеновых флор во флоре горной Средней Азии» (стр. 157—224) и «Основные комплексы флоры горной Средней Азии и их связь с неогеновыми флорами» (стр. 224—313). Такая разбивка главы объясняется тем, что автор оценивает возраст флоры горной Средней Азии и сопредельных частей Древнего Средиземья как позднепалеогеновый—раннеенеогеновый, когда сформировались в главных чертах и объединились в рамках одной флоры два основных флористических комплекса: несколько более древний «прашибляк» (предшественник современного шибляка) и «чернолесье»; поэтому возраст более древних комплексов и их реликтов, по мнению Р. В. Камелина, больше возраста самой флоры, — таковы, по мнению автора, характерные компоненты субтропических пойменных лесов, например, местный вид платана, *Datisca* и др. Глубоко в палеоген уходят корни и ряда представителей современного «шибляка» и «чернолесья».

Каждый раздел начинается с изложения геологических данных по истории рельефа; затем приводятся и интерпретируются палеоботанические материалы по Средней Азии и соседним территориям (к сожалению, для некоторых важных периодов они совсем отсутствуют), и, наконец, щедро дается ценнейший для понимания флорогенеза, критически осмысленный материал по дифференциации большинства систематических групп. Весь материал распределен по флористическим комплексам, что облегчает выявление параллелизма в дифференциации разных групп. Без колоссального напряженного труда и подлинного дарования систематика было бы невозможно в относительно сжатые сроки создать эту своего рода флорогенетическую энциклопедию по Средней Азии, включающую оригинальные конспекты ряда крупных таксонов (например р. *Populus*) и критическую ревизию монографических работ других систематиков, например, работы Зохари (Zohary, 1952) по р. *Pistacia*. Безусловно, к этим двум основным разделам работы Камелина будет обращаться не одно поколение ботаников. Читать же их подряд нелегко — поток таксономической информации порой подавляет, тем более что обобщение ее дано не в одном месте, а рассеянно в разных местах, и лишь в самом конце, на шести страницах (308—313), в очень краткой и содержательной форме подводятся общие итоги; впрочем ряд положений, касающихся истории флористических комплексов (например, «таежного» и степного, парадоксально сближаемых автором), для которых не приведено флорогенетического материала, дан без обоснования; почти совсем не обсуждаются и высокогорные комплексы; почти не затронут четвертичный этап истории флоры.

Лучшей организации текста безусловно способствовали бы тематическая разбивка разделов на подразделы с собственными заголовками, а также и некоторое изменение соотношения между объемом «первичной» информации и ее обсуждением и обобщением. Очень украсили бы работу карточки ареалов хотя бы отдельных, наиболее показательных систематических групп. Устрашают гигантские абзацы, причем, словно нарочно, изложение данных по «новому» роду неизменно начинается где-то в конце абзаца, посвященного предыдущему роду.[3]

Стремление автора обсудить родственные отношения практически всех таксонов флористических комплексов привело к тому, что, рассматривая многие группы, соображения о родстве он излагает без обоснования и без ссылки на соответствующие обработки других авторов и при этом нередко подчеркнуто категорично; быть может, следовало бы сконцентрировать внимание лишь на основных таксонах каждого комплекса и за счет этого сделать рассмотрение каждого таксона более обстоятельным. Конечно, интересы флорогенетического анализа требуют привлечения данных по всем или большинству таксонов; однако, чтобы глубоко понять некоторые большие и трудные группы, подчас недостаточно усилий даже всей жизни и не одного монографа. В то же время монографы одной группы порой односторонне, с позиций только своей группы, оценивают общую палеогеографическую и фитогеографическую обстановку эволюции таксона, уступая в этом систематикам флорогенетического направления. Конечно, эта коллизия будет разрешаться постепенно, и вклад в ее разрешение «полисистематиков» — мастеров флорогенетического анализа — безусловно также достаточно велик.

Основные флорогенетические концепции Р. В. Камелина, изложенные в этой главе, представляют творческое развитие идей его предшественников, в первую очередь М. Г. Попова, но также и П. Н. Овчинникова, Ан. А. Федорова и других ботаников. Наиболее обстоятельно рассмотрена вероятная история «семиаридного» комплекса, названного автором «прашибляком». Термин «шибляк» применяется Овчинниковым и Камелиным чрезвычайно широко — для обозначения всех семиаридных сообществ листопадных кустарников и низких деревьев Древнего Средиземья; эталонный — сербский — «шибляк» (по Адамовичу) объединяет вторичные субсредиземноморские кустарниковые заросли, частично образовавшиеся и на месте южных вариантов балканских широколиственных лесов. Что же касается «прашибляка», то после рассмотрения всех отнесенных к нему групп его контуры как фитоценотической единицы окончательно расплываются (хотя местами автор говорит о «прашибляке» и в настоящем времени). Очевидно, лучше не называть крупные флористические комплексы по какому-то даже гипотетическому типу растительности, однако примерно очертить «фитоценоцикл» основных членов каждого комплекса, конечно, очень важно. В настоящее время ареалы листопадных и преимущественно вечнозеленых семиаридных формаций Древнего Средиземья и других областей не только не совпадают, но местами являются горизонтально или вертикально замещающими; листопадные формации в общем приурочены к территориям с более суровой зимой, иногда и с менее засушливым летом (Walter, 1968). «Прашибляк», по Камелину, первоначально характеризовался лесами с ярусом вечнозеленых жестколистных дубов типа *Quercus ilex*, ныне типичных для маквиса. Очевидно, формирование листопадных семиаридных формаций происходило как за счет превращения типично средиземноморских вечнозеленых деревьев и кустарников в листопадные (что очевидно для фисташек и фисташников как средиземноморских формаций), так и в результате вовлечения в ксероморфогенез представителей соседних (по мнению автора книги, также местных) неморальных, издревле листопадных комплексов (это очень вероятно для грабинника и возможно для робуроидных дубов, образующих субсредиземноморские формации, для низкорослых кленов и т. д.). Едва ли можно говорить о генетическом единстве «шибляка» в широком понимании.

---

[3] К сожалению, в книге, напечатанной Ленинградским отделением издательства «Наука», имеется немало и других «редакционно-издательских» погрешностей, в том числе досадных опечаток. Так, на стр. 309 (в Заключении!) читаем: «Все три комплекса есть отражение тех экологических различий, которое проявилось впервые уже на самых начальных стадиях формирования субтропических флор в тропические». (Очевидно, следует читать: «из тропических»; кроме того, неясно, с чем согласуется слово «которое»).

Тропические связи многих характерных компонентов семиаридных древнесредиземноморских формаций убедительно показаны многими авторами и особенно полно Р. В. Камелиным; однако далеко не всегда они говорят о «тропикогенности» группы. Кроме того, фраза «такая-то группа тропикогенна» (т. е. возникла в тропическом поясе) для флорогенетического анализа не более конкретна, чем утверждение, что данный таксон возник «где-то в Голарктисе»; настоятельно необходимо расчленение флоры и растительности тропического пояса на основные флористические комплексы и «флороценотипы», что представляет необычайно трудную задачу.

Большой заслугой Р. В. Камелина является и то, что он особенно обстоятельно показал наличие исконных, древних и многообразных связей характернейших компонентов семиаридных комплексов Древнего Средиземья с умеренно субтропическими и более теплолюбивыми флорами Восточной Азии, с одной стороны, и с сонорскими или (шире) прикордильерскими флорами Америки, с другой. Разгадка происхождения второй категории связей — дело будущего. Интересные соображения о локализации и времени, когда осуществлялся обмен между средиземноморскими и мадреанскими флорами, недавно высказал Д. Аксельрод (Axelrod, 1973, 1975a, б); он доказывает, что обмен склерофилльными компонентами этих флор (субтропического и тропического родства, например, *Helianthemum*, *Arbutus*, *Pistacia*) мог происходить лишь через атлантический сектор в позднем мелу и палеогене до расхождения «материковых плит» и в его начальную фазу; однако для многих листопадных компонентов этих флор (таких, как *Populus*, *Platanus*, *Cercis*, *Smilax*) он предполагает обмен через области умеренных и теплоумеренных листопадных лесов (включая Берингию). Тот же путь вполне вероятен и для многих групп сосен, а также для можжевельников подрода *Sabina* (и ряда других *Cupressaceae*), столь типичных для Древнего Средиземья и Мадреанской области. Вопрос об экологическом диапазоне возможных флористических связей между восточным сектором Древнего Средиземья и кордильерской Америкой через Ангариду и широкую Берингийскую сушу в позднем мелу и палеогене заслуживает специального внимания палеоботаников и систематиков; ценный исходный фитогеографический материал для решения этого вопроса сведен в рецензируемой книге.

Очень интересна позиция Р. В. Камелина и в вопросе о происхождении неморального среднеазиатско-пригималайского комплекса «чернолесья». Он отделяет от последнего флористический комплекс «пойменного субтропического леса», к которому относит виды тополей, платанов, ясеней и ряда других родов с несомненными голарктическими связями наряду с такими «тропикогенными» родами, как *Datisca*. Интересно отметить, что сейчас поймы рек служат одним из основных экологических каналов проникновения листопадных деревьев в области субтропической вечнозеленой склерофилльной растительности (Walter, 1968; Axelrod, 1973, 1975б); то же отмечается и для третичных субтропических флор (Floristics and paleofloristics. . ., 1972). Учитывая данные Вальтера, это можно связать с более высокой скоростью роста листопадных деревьев по сравнению с вечнозелеными, что в условиях хорошей влагообеспеченности дает первым преимущество в конкуренции с медленно растущими, однако более устойчивыми к дефициту влаги вечнозелеными склерофилльными породами.

Р. В. Камелин возражает против признания прямых широких связей комплекса «чернолесья» с «тургайским» и считает, что становление неморальных комплексов Древнего Средиземья происходило параллельно тургайским «аркто-третичным» комплексам из общих верхнемеловых субтропических истоков. Действительно, он хорошо показал обособленность этого комплекса от современных более северных дериватов «тургайских» неморальных флор, а также от кавказских неморальных комплексов, существование многообразных связей с гималайско-китайскими неморальными флорами, наличие некоторых общих истоков с комплексом «прашибляка», более редкие связи с мезофитными тропическими флорами. Вопрос этот не нов, он воскрешается вновь и вновь, и здесь автор книги оказывается в группе ботаников, испытавших обаяние богатейших теплоумеренных и субтропических флор Восточной Азии, где многие (но далеко не все) умеренные группы связаны каскадом переходных таксонов с тропическими группами (ср.: Федоров, 1957; Тахтаджян, 1970б, и др.). Их оппоненты, однако, делают упор на геологические, палеогеографические и палеоботанические данные по Восточной, Центральной и Северной Азии (ср.: Дорофеев, 1965; Грубов, 1972, и др.). Эти данные говорят о том, что собственно Ангарида с раннего кайнофита и до позднего неогена представляла арену развития богатых и разнообразных теплоумеренных неморальных флор, тогда как Катазия в основном входила в тропический и лишь отчасти в субтропический пояса и подвергалась на значительном протяжении аридизации, а сглаженный рельеф исключал существование здесь до позднего палеогена (начала периода неотектоники) теплоумеренных неморальных флор; лишь на рубеже палеогена и неогена поднятия в области восточной окраины Тетиса (вплоть до Гималаев) сделали возможным широкое развитие здесь, в горах, неморальных флор; за горами Восточной Азии признается значение мощнейшего рефугиума и вторичного очага формообразования неморальных лесных комплексов, тем более что основной очаг развития неморальных флор — собственно Ангарида — в четвертичное время почти полностью утратил неморальные комплексы. (Поэтому незначительность флористических связей «чернолесья» Средней Азии с современными северными очагами сохранения неморальных флор в Евразии еще не доказывает того, что и в прошлом связи с «тургайскими» флорами Ангариды были слабы). Доказано существование в олигоцене и неогене тургайских комплексов в непосредственном соседстве с горной Средней Азией, а по мнению Овчинникова (1971), и в ее пределах (флора р. Хиряк-Дары в Дарвазе). Едва ли отсутствие в современном «чернолесье» Памиро-Алая характернейших омбромезофильных компонентов типичных неморальных флор может служить доказательством их «извечного отсутствия»; необходимо учитывать не только современную субаридную обстановку в этих горах (продолжительность летней засухи), но и то, что в прошлом, по-видимому, были еще более засушливые периоды. «Чернолесье» Варзоба — это лишь дериват настоящего неморального леса, в нем смогли сохраниться вне поймы единичные, наиболее устойчивые к засухе виды неморальных деревьев; но особенно непохож на своих аналогов в неморальных лесах травяной покров «чернолесья», и прежде всего его «летняя» синузия. Я думаю, что ключ к разрешению этого давнего спора о происхождении неморальных флор — в координации, в объединении усилий палеоботаников и систематиков — монографов и «флорогенетиков» — и в дальнейшем поиске ископаемых третичных флор Средней, Центральной и Восточной Азии.

К сожалению, я не могу здесь обсуждать многие интересные мысли, конспективно высказанные автором книги в коротком Заключении; они намечают программу дальнейших исследований. Автор подчеркивает значение внутренней дифференциации растительного покрова субтропических и теплоумеренных территорий Голарктиса, приведшей к параллельному вычленению однотипных флористических комплексов (в том числе и неморальных) в разных частях этой зоны; однако роль флористического обмена между однотипными комплексами, их неодинаковый «удельный вес» в разных природных областях, возможность их взаимной или односторонней ассимиляции в ходе крупных ландшафтно-климатических перемен, к сожалению, не обсуждаются. Как несомненное достоинство заключительного раздела и всей книги следует отметить отсутствие мнимой детализации флорогенетических построений, концентрацию внимания лишь на ведущих линиях и этапах развития флоры, глубокую обоснованность основных заключений.

Из всего сказанного достаточно ясна необходимость самой высокой оценки книги Р. В. Камелина как незаурядного фундаментального произведения в области исторической фитогеографии и флористики, которое может служить образцом флорогенетического исследования и представляет крупный вклад в ботаническую географию не только Средней Азии, но и всего Голарктиса.

## ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1972). Взаимоотношения флор Центральной и Восточной Азии. Комаровские чтения, 24. — Дорофеев П. И. (1965). О некоторых проблемах истории флоры. Бот. ж., 50, 11. — Камелин Р. В. (1969). О некоторых основных проблемах флорогенетики. Бот. ж., 54, 6. — Камелин Р. В. (1971). Высшие растения. В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л. — Овчинников П. Н. (1971). Ущелье Варзоб как один из участков ботанико-географической области Древнего Средиземья. В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Тахтаджян А. Л. (1970а). Биосистематика: прошлое, настоящее, будущее. — Тахтаджян А. Л. (1970б). Происхождение и расселение цветковых растений. — Толмачев А. И. (1957). Некоторые основные представления флорогенетики. Тез. докл. II съезда ВБО. — Толмачев А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9. — Федоров Ан. А. (1957). Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. Комаровские чтения, 10. — Федоров Ан. А. (1972). Флористические работы в СССР. Комаровские чтения, 24. — Axelrod D. I. (1970). Mesozoic paleogeography and early angiosperm history. Bot. Rev., 36. — Axelrod D. I. (1973). History of the Mediterranean ecosystem in California. Ecological Studies. Analysis and Synthesis, 7. — Axelrod D. I. (1975а). Plate tectonics and problems of angiosperm history. Mem. Mus. Nat. Hist. Natur., Nouv., Sér. A. 88. — Axelrod D. I. (1975б). Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. Annals Missouri Bot. Garden, 62, 2. — Floristics and paleofloristics of Asia and North America. (1972). Amsterdam. — Walter H. (1968). Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, II. — Zohary M. (1952). A monographical study of the genus *Pistacia*. Palest. J. Bot., 5, 4.

*Б. А. Юрцев.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1976.

*УДК 019.941 : 002.01 : 727.65 (47+57)*

# ПЕРВАЯ СВОДКА ОБ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ ГЕРБАРИЯХ

**И. Т. Васильченко, Л. И. Васильева.** Гербарии Советского Союза. Справочник. Отв. ред. Д. В. Лебедев. «Наука», Л., 1975 : 1—60, цена 27 коп.

V. N. TIKHOMIROV. (A REVIEW.) THE FIRST SUMMARY ON HOME HERBARIUMS. *I. T. VASSILCHENKO, L. I. VASSILYEVA.* THE HERBARIUMS OF THE SOVIET UNION. 1975

Выход в свет небольшой, но содержательной работы И. Т. Васильченко и Л. И. Васильевой, посвященной важнейшим травохранилищам нашей страны, не может не привлечь пристального внимания систематиков и флористов. После длительного забвения их выдающейся культурной ценности, непреходящей и незаменимой научной значимости гербарии, наконец, вызвали известный общественный интерес. В наши дни становится ясно, что без решительного прогресса в систематике растений невозможно успешное решение многих широких экологических проблем, от которых зависит организация рационального использования природных ресурсов и охрана среды обитания человека. В связи с проблемами экологии и систематики в разных странах обсуждаются и состояние гербариев, и меры по улучшению хранения гербарных коллекций, и перспективы развития работ по таксономии и флористике, немыслимых без широкого использования хранящихся в гербариях материалов, и возможности регионального и международного сотрудничества ботаников, включая широкий обмен гербарными фондами. В этой связи ботаникам чрезвычайно важно иметь в качестве настольных справочников руководства типа «Index herbariorum», содержащие возможно более полную информацию о существующих Гербариях и коллекциях, которыми они располагают.

В отечественной литературе справочники подобного рода до сих пор отсутствовали, и в этом одна из причин относительно слабой связи между Гербариями и недостаточной координации их деятельности. Сейчас на повестке дня стоит вопрос о создании государственной сети Гербариев Советского Союза; выход в свет рецензируемой работы И. Т. Васильченко и Л. И. Васильевой, как нам кажется, представляет собой существенный шаг к выполнению этой важной задачи.

Справочник содержит сведения о наиболее важных Гербариях нашей страны, находящихся в ведении учреждений Академии наук СССР и академий наук союзных республик, учебных заведений, заповедников и т. д. Он составлен на основе анкетных материалов и включает следующие данные: название Гербария (русское и латинское) с указанием сокращенного его обозначения согласно «Index herbariorum» (1974), если таковое имеется; адрес; история формирования; персонал (с указанием области специальных интересов сотрудников); основные коллекции (их объем, разделы, географический охват) и коллекторы; специальные коллекции (например карпологические или палинологические); характеристика типового материала, хранящегося в гербарии; издания Гербария; литература, посвященная данному собранию.

Уже сказанное свидетельствует о ценности книги и заставляет весьма высоко оценить труд авторов по сбору, обработке, систематизации и оформлению большого информационного материала. Однако по существу работа выходит за рамки простого справочника. Анализ содержащихся в ней сведений приводит к ряду небезынтересных общих выводов.

Так, например, оказывается, что в 66 из 68 учтенных в сводке Гербариев хранится около 14.5 млн гербарных листов (об объеме коллекций двух хранилищ сведений нет). Цифру эту надо признать скорее несколько завышенной, чем заниженной: во-первых, в ряде анкет в общее число листов включены не разобранные или еще не обработанные научно коллекции; во-вторых, точный подсчет гербарных фондов ведется лишь в немногих хранилищах, а при ответах на вопросы анкеты, как показал опыт, руководитель учреждения, вынужденно «округляя» цифры, обычно невольно завышает число единиц хранения. Тем не менее эти примерно 14.5 млн листов — огромное богатство. Однако нельзя не признать, что для нашей страны с ее обширной территорией и населением, превышающим 250 млн человек, общий объем ботанических коллекций слишком мал.

Если учесть, что никак не менее 2.5 млн (а скорее значительно более — точные данные получить трудно) из общего числа 14.5 млн листов составляют дублетный (обменный) фонд и образцы из зарубежных стран, то окажется, что на каждого жителя Советского Союза приходится в среднем немногим более 0.05 (!) гербарного листа, собранного на территории страны. При площади СССР в 22.4 млн км$^2$ с каждого квадратного километра территории собрано в среднем всего около 0.55 гербарного листа. Если попытаться выяснить, насколько гербарные фонды представляют флору Советского Союза, то и здесь получится не слишком утешительная картина; оказывается, на каждый вид сосудистых растений нашей флоры приходится в среднем по всем хранилищам всего около 56 гербарных листов. Ясно, что эти средние цифры достаточно условны и вполне надежными характеристиками служить не могут, однако при всех оговорках не признать их слишком низкими все же нельзя. Сказанное лишний раз свидетельствует о совершенно недостаточной изученности флоры СССР и о безотлагательной необходимости накопления новых флористических материалов, которые дадут систематикам возможность более полно судить не только о географическом размещении, но и о пределах и характере морфологической изменчивости таксонов, их вероятных родственных связях и т. д.

Интересно распределение наших Гербариев по объему коллекций. Пользуясь удобной классификацией А. К. Скворцова и Г. М. Проскуряковой (1973), к числу крупных хранилищ мирового ранга в СССР можно отнести только академический Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова, насчитывающий свыше 5 млн листов. Формально, по чисто количественному признаку, к числу «средних» коллекций, которые содержат от 200 тыс. до 2 млн листов, принадлежат 13 гербариев, но по размаху и характеру своей деятельности некоторые республиканские Гербарии, располагающие 150—180 тыс. листов, также относятся фактически к этой категории. Все остальные — малые гербарии, подчас даже очень мелкие, с объемом коллекций от 1 до 10 тыс. листов (таких в сводке упомянуто 8).

Существенный интерес представляет анализ времени возникновения Гербариев в нашей стране. Оказывается, с XVIII в. ведут отсчет своей истории два Гербария, с XIX — 9, а между 1900 и 1917 гг. возникли еще три; таким образом, до Великой Октябрьской социалистической революции в России насчитывалось всего 14 важных травохранилищ. Дальнейшая динамика такова: с 1918 по 1929 г. организуются 12 новых Гербариев, с 1930 по 1939 — 13, с 1940 по 1949 (преимущественно в послевоенные годы) — 15, с 1950 по 1959 — 6 и, наконец, с 1960 по 1972 — 4 (сведений о времени возникновения четырех Гербариев в книге нет). Эти данные очень поучительны, и хотя подробный анализ их не входит в нашу задачу, нельзя не отметить четкой связи возникновения Гербариев с периодами интенсивного освоения новых районов и вовлечения в хозяйственный оборот новых растительных ресурсов.

Отметим, наконец, что работа над Справочником еще раз обнажила многочисленные недостатки в организации гербарного дела, показав, в частности, что во многих наших Гербариях слабо организованы учет и изучение материалов, а комплектование коллекций носит случайный характер; в ряде случаев недостаточно точно определены положение Гербария в структуре той или иной организации и его штаты; далеко не все отечественные Гербарии нашли свое место в международном своде — «Index herbariorum», и т. д.

Таким образом, в руках ботаников оказалась очень полезная книга; она восполняет существенный пробел в нашей литературе и не только служит хорошим и нужным справочником, но и дает пищу для размышлений, намечает задачи дальнейшей работы Гербариев как научных учреждений и способствует координации их деятельности. Крайне важно, чтобы факт издания этой книги не стал единичной акцией: совершенно очевидно, что Справочник будет успешно выполнять свою роль только при условии его периодического переиздания с учетом новых данных. Трудно точно определить целесообразную периодичность переиздания: вероятно, в принципе достаточен срок порядка пяти лет, но второе издание должно последовать как можно скорее. Именно в этой связи необходимо обратить внимание на недостатки первого издания — в значительной мере неизбежные в таком сложном деле, но тем не менее нуждающиеся в устранении.

Едва ли не главным из недостатков является большой разрыв между окончанием рукописи и фактическим выходом работы в свет. Авторы отмечают, что ими учтены данные на 1 января 1972 г. (с некоторыми дополнениями, касающимися 1973 г.). Все изменения, происшедшие за последние 3—4 года, в Справочник не попали, и он, таким образом, устарел, едва выйдя в свет. Для подобного рода сводки справочного характера это, конечно, недопустимо, и при переизданиях необходимо максимально сократить отмеченный выше разрыв.

Снижает ценность работы неполнота учета существующих Гербариев. Так, не упомянут довольно большой гербарий Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева в Москве; гербарии, хранящиеся в некоторых педагогических институтах (Рязань, Владимир, Орел и др.), заповедниках, ботанических садах. Соответствующие учреждения не представили в распоряжение авторов необходимые сведения и тем самым не дали им возможности развернуть полную картину сети гербариев СССР. Этим же объясняется, конечно, и неоднородность характеристик: некоторые сравнительно мелкие гербарии описаны гораздо подробнее, чем более крупные (например, гербарию Биолого-почвенного института во Владивостоке с 75 тыс. листов уделено полторы страницы, гербарию Института ботаники АН АзербССР в Баку с 600 тыс. листов — полстраницы, а гербарию Института ботаники АН ТуркмССР в Ашхабаде, насчитывающему 130 тыс. листов, — фактически один абзац; второму по величине в СССР гербарию Института ботаники АН УССР в Киеве отведено немного более страницы, небольшому гербарию Центрального республиканского ботанического сада АН УССР — 2 страницы с лишним, и т. д. Конечно, этот недочет также требует исправления. По-видимому, в интересах дела впредь не следует ограничиваться анкетированием в добровольном порядке; целесообразно прибегнуть к сбору материалов через соответствующие министерства и научно-организационные каналы.

Хотелось бы получить о каждом Гербарии не только более сопоставимую, но и более полную информацию. Например, важно отметить, имеется ли при соответствующем Гербарии библиотека; это существенно, в частности, при планировании командировок в то или иное учреждение для изучения коллекций, которыми оно располагает. Очень полезны были бы более детальные сведения о хранении материала (система, избранная для расположения таксонов; наличие специальных шкафов; хранятся ли образцы в смонтированном виде, или нет, и т. д.). Пункт 10 опубликованной анкеты, видимо, не получил достаточного освещения в ответах учреждений. По отношению к вузовским Гербариям можно и нужно было привести более точные сведения о сотрудниках, указав не только лиц, числящихся в их штате, но и постоянно работающих в Гербариях, хотя они формально состоят в учебных либо научных штатах кафедр и т. д. Более подробными могли бы быть сведения о типовом материале. Особого внимания заслуживают коллекции низших растений и мохообразных, которым в первом издании сводки «не повезло»; например, не упомянуты соответствующие коллекции, хранящиеся в Московторфа, так и болотные массивы должны характеризоваться сочетанием различных типов фаций.

Нелогично названы в схеме Н. И. Пьявченко группы типов биогеоценозов (фаций) — топяная, лесная и топяно-лесная. Признаки растительности здесь противопоставляются признакам увлажнения. Ведь есть и лесные топи (наши черноольшатники), и тропические топи с лесами из болотного кипариса. Топь, кроме увлажнения, ничего другого не обозначает. Гораздо последовательнее использовать при классификации одну растительность, тем более что виды торфа образованы остатками исходной растительности (Лопатин, 1954, 1973). По увлажнению растительность представляет следующий ряд: травяная, лесная и моховая. Травяной тип растительности — очень часто и долго вода стоит выше поверхности почвы, лесной тип — вода выше поверхности понижений между кочками и островками с деревьями, моховой тип — даже в понижениях микрорельефа вода выше их поверхности не стоит, а если и бывает, то очень короткое время.

Н. И. Рубцов в статье «Ландшафтные классификации болот на основе признаков рельефа» справедливо указывает, что болота возникают вместе с болотными отложениями, т. е. с процессом торфонакопления, и поскольку формы болотных впадин определяют «весь ход и содержание болотообразовательного процесса» (стр. 45), они являются не только геоморфологическими признаками, а многосторонне характеризуют тип болота. В принципе им правильно отделяются болота от заболоченных земель. В целом его работа представляет дальнейшее развитие идей Е. А. Галкиной. В статье В. И. Орлова разрабатывается типизация болот по особенностям динамики их развития. По поводу статей Рубцова и Орлова можно сказать, что материал в них изложен чрезвычайно сжато и несколько односторонне. В классификации болотных массивов следует сочетать оба принципа — динамику развития болот и положение их в рельефе.

60% объема сборника занимают статьи по типологии равнинных болот отдельных районов европейской части СССР, Сибири и Дальнего Востока, горных болот Карпат и Армянской ССР. Необходимо отметить довольно большое разнообразие подходов к построению региональных классификаций болот. Это объясняется, с одной стороны, спецификой объектов, с другой — различием во взглядах разных авторов. В статьях, описывающих болота Севера, преобладает разработка идей Е. А. Галкиной, болота юга РСФСР и Украины — идей Е. М. Брадис и С. Н. Тюремнова, болота Сибири — представлений Н. И. Пьявченко и З. Ф. Глебова.

Имеются статьи, несколько выпадающие из общего содержания сборника. Одна из них посвящена палинологической характеристике и датированию по $C^{14}$ одного из торфяников Томской области (З. Ф. Глебов с соавторами), другая — динамике болотных массивов с вогнутой формой поверхности (Р. П. Козлова). Две статьи имеют методический характер: о методике отбора образцов торфа и ее влиянии на изучение строения торфяной залежи (Ю. А. Львов); примеры применения количественных методов при классификации сфагновых болот (Л. С. Бакашев, Н. А. Парахонская). В статье Ю. А. Львова хорошо показано, что более дифференцированный по глубине отбор образцов дает во многом иную и более точную картину строения торфяной залежи.

В третьей части сборника приведены примеры классификации болот с прикладными целями. Интересно отметить, что в большинстве статей этой части используется классификация болотных массивов Е. А. Галкиной. По-видимому, в настоящее время она в наибольшей степени удовлетворяет ученых, работающих непосредственно для производства.

В целом ряде статей встречаются термины «избыточное увлажнение» и «переувлажнение». Однако в нормально развивающемся болоте никакого избытка влаги или переувлажнения не бывает. Вся ненужная для развития болотообразовательного процесса вода отводится деятельным горизонтом (Лопатин, 1949, 1968). Переувлажнение возможно лишь в деградирующих частях болотных массивов, находящихся в конце дистрофной стадии развития (Stillstandkomplex, Erosioskomplex Освальда; см.: Oswald, 1923; регрессивный комплекс И. Д. Богдановской-Гиенэф, 1928). Не напрасно Совещание по терминологии основных понятий болотоведения (Ниценко, 1967) изъяло термин «избыточное увлажнение» из понятия «болото». Вообще любому естествоиспытателю следует избегать вводить относительные понятия без указания, по отношению к чему оно употребляется.

К сожалению, болотоведы до сих пор приводят агрохимические данные для торфяных почв в расчете на единицу веса, что не отражает истинного богатства этих почв элементами минерального и азотного питания растений. Мало того, на основе этих данных не только нельзя сравнивать минеральные и торфяные почвы, но даже торфяные разной степени разложения и зольности. Растения добывают воду и питательные вещества из объема почвы, где сосредоточена их корневая система, и для них важна концентрация элементов питания в единице объема. Объемный же вес торфяных почв колеблется от 0.08 до 0.40 г/см$^3$ (т. е. в 5 раз!). Давно пора приводить данные химических анализов для торфов на единицу объема, как это в настоящее время делают многие микробиологи при анализе состава микрофлоры.

Несмотря на указанные недостатки, рецензируемый сборник несомненно имеет большое научное значение, и можно полностью согласиться с авторами предисловия Т. Г. Абрамовой, М. С. Боч и Е. А. Галкиной, что «эта книга сыграет свою роль в области активизации сбора материалов, применении новых методов исследования болотных массивов как целостных природных явлений и наведет на мысль о более целесообразном подходе к их классификации» (стр. 5).

## ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. (1928). Растительный покров верховых болот Русской Прибалтики. Тр. Петергоф. естеств. н.-иссл. инст. ЛГУ, 5. — Лопатин В. Д. (1949). О гидрологическом значении верховых болот. Вестн. ЛГУ, 2. — Лопатин В. Д. (1954). «Гладкое» болото. Уч. зап. ЛГУ, 166, сер. географ. н., 9. — Лопатин В. Д. (1968). А. А. Ниценко. Краткий курс болотоведения (*Рец.*) Бот. ж., 53, 12. — Лопатин В. Д. (1973). О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе. В кн.: Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск. — Ниценко А. А. (1967). О терминологии основных понятий в болотоведении. Бот. ж., 52, 11. — Тюремнов С. Н. (1949). Торфяные месторождения и их разведка. — Oswald H. E. (1923). Die Vegetation des Hochmoores Comosse.

*В. Д. Лопатин.*

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
г. Петрозаводск.

Получено 9 IV 1975.

ТОМ 61 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1976, № 10

# ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (470.316) 58.006

## БОТАНИЧЕСКОМУ САДУ В ЯРОСЛАВЛЕ 50 ЛЕТ

N. M. BELOVASHINA, V. A. CHIRKOV. FIFTY YEARS OF THE BOTANICAL GARDEN IN YAROSLAVL

Ботанический сад Ярославского государственного педагогического института им. К. Д. Ушинского (ЯГПИ) является зеленым оазисом в центре большого промышленного города. Мало сказать, что сад живописен, он очень ценен в научном отношении, в нем растут уникальные для Ярославской области древесные породы. Поэтому ботанический сад привлекает все больше посетителей — любителей природы, любителей прекрасного.

Ярославский ботанический сад является одним из восьми садов при педагогических институтах Советского Союза, он является учебным и просветительным учреждением.

Сад создан в 1926 г. на месте заброшенного пустыря в черте города возле учебного здания биолого-географического факультета. Николай Иванович Шаханин — краевед, доцент кафедры ботаники ЯГПИ — был инициатором создания ботанического сада в Ярославле. Он руководил всей организацией Сада, составлял планы, выписывал семена и саженцы. Почти восемь лет он был заведующим Садом, а потом его научным руководителем.

Для создания ботанического сада надо было окультурить площадь около 3 га. Преподаватели и студенты затратили на это много труда.

С 1928 по 1937 г. проводилась главным образом интродукция новых сортов плодовых и новых пород декоративных деревьев. Материал для посадки — саженцы — был получен из различных мест: древесные и кустарниковые растения — из Московского акклиматизационного питомника; мичуринские сорта яблони — из Центральной генетической лаборатории; ряд сортов смородины и малины — из хозяйства Всесоюзного института растениеводства «Красный пахарь»; декоративные древесные породы — из Лесостепной опытной станции.

В 1937—1944 гг. была широко развернута работа по выращиванию деревьев и кустарников из семян.

С 1945 г. проводится более углубленное изучение биологии и агротехники некоторых пород деревьев и кустарников; продолжается пополнение коллекции деревьев, кустарников и цветочных растений; ведется отбор растений из природных местообитаний Ярославской области; поступают семена по обменному фонду.

Установлены связи со многими ботаническими садами, опытными станциями, лесхозами, совхозами, занимающимися декоративным садоводством и цветоводством. Особенно тесные отношения существуют с Главным ботаническим садом АН СССР. По предложению его научных сотрудников в 1946—1955 гг. была проведена работа по осеверению *Morus alba*. С 1953 г. шелковица начала плодоносить. Полученные семена разосланы 68 школам и детским домам Ярославской области; там шелковица прижилась и учащиеся проводили выкормку тутового шелкопряда. В настоящее время работа с шелковицей продолжается в другом направлении — она используется как подвой для выращивания культурных сортов яблони и груши. В 1975 г. на двухлетках проведена первая прививка.

Были отобраны перспективные сеянцы новых пород: *Armeniaca vulgaris*, *Robinia pseudacacia*, *Aralia mandshurica*, *Schizandra chinensis*, *Actinidia kolomikta*, *Prunus spinosa*, виды *Cotoneaster*, *Juglans cinerea*. Этот материал после длительной акклиматизации был использован в 1950 г. при закладке дендрологического участка.

В настоящее время состав дендрария еще более пополнился. Он насчитывает больше 200 видов деревьев и кустарников Сибири, Дальнего Востока, Средней Азии, Крыма, Кавказа, Западной Европы, Северной Америки.

В 1973 г. заложен питомник, где выращивается 12 видов растений преимущественно из семян, собранных в саду: *Chaenomeles japonica*, *Robinia pseudoacacia*, *Aesculus hippocastanum*, *Actinidia kolomikta*, *Eleutherococcus senticocus*, *Thuja occidentalis*, *Ailanthus glandulosa*, виды *Cotoneaster* и *Crataegus*. Некоторые из них быстро растут, например, *Robinia pseudoacacia*, *Chaenomeles japonica*, *Ailanthus glandulosa*, *Aesculus hippocastanum*.

В состав Сада входят следующие отделы: дендрарий, плодовый сад, участки лекарственных растений, систематический, коллекционный (сорта полевых и огородных растений), плодово-ягодный питомник, питомник древесных пород, альпинарий, розарий, цветники, оранжерея и парники. В альпинарии можно видеть цветущие растения с ранней весны до поздней осени: камнеломки, флокс дерновой, тюльпаны, нарциссы, незабудки, гвоздики, пион древовидный, чубушник. Здесь же растет тисс. Разнообразные коллекции многолетних и однолетних растений представляют интерес для селекции, а некоторые из них подлежат охране и занесению в Красную книгу. Всего в открытом грунте выращивается около 900 видов.

В 1930 г. была построена маленькая теплица, в 1955 г. она реконструирована, а в 1965 г. построена вторая оранжерея.

В экспозициях оранжерейных растений представлено несколько природных зон: влажные субтропики — около 35 видов, субтропики — около 40, тропические леса — около 50, пустыни — около 80 видов. Семена кактусов получены из Главного ботанического сада АН СССР, из ГДР, Чехословакии, Франции. Всего в оранжереях около 300 видов растений.

В парниках выращивается рассада для коллекционных участков Сада, многих школ города и области, рассада для декоративного оформления Сада и снабжения городских организаций и населения. Например, в 1974 г. только виолы было отпущено 30 тыс. штук.

В ботаническом саду собрано и акклиматизировано много разнообразных растений, в том числе редких, необычных для нашей области. Эти коллекции имеют научное, просветительное и эстетическое значение. Как красивы огромные цветущие каштаны, белая акация с длинными ароматными гроздьями цветков, громадные листья серого ореха, цветущие малютки-кактусы и другие растения!

Ботанический сад является базой для научных исследований сотрудников кафедры ботаники ЯГПИ, членов Всесоюзного ботанического общества. Опубликовано 30 научных работ, выполненных на базе Сада.

Ботанический сад является учебной базой кафедры ботаники. Здесь ежегодно заготавливают материал для лекций, лабораторных занятий, проводится полевая практика студентов по систематике и физиологии растений, сельскому хозяйству и методике. Студенты выполняют научные и курсовые работы, ведут фенологические наблюдения.

Большую помощь Сад оказывает школам города и области: его сотрудники проводят экскурсии учителей и школьников; Сад снабжает школы семенами, саженцами, рассадой, черенками комнатных растений. Учащиеся ряда школ города выполняют в Саду часть учебной работы.

Ботанический сад ведет большую просветительную работу с населением города: проводятся экскурсии по Саду и оранжерее, летом объявляются «дни открытых дверей», организуются лекции. Сад ежегодно участвует в выставках, организуемых Ярославским областным советом Всероссийского общества охраны природы. В последние годы ежегодно Сад награждался дипломами I степени.

В работе Сада активное участие принимают члены Всесоюзного ботанического общества.

Перечислим опубликованные источники о ботаническом саде:

Ф. Л. Шаров, В. К. Богачев, О. Д. Шаханина. (1953). Путеводитель по ботаническому саду ЯГПИ. Ярославль.

Ф. Л. Шаров, В. К. Богачев. (1959). Перечень семян, предлагаемых для обмена ботаническим садом ЯГПИ. Ярославль.

Б. Н. Хохлов, В. К. Богачев, К. С. Блантер. (1961). Перечень семян, предлагаемых для обмена ботаническим садом ЯГПИ. Ярославль.

В. А. Чирков. (1976). Перечень семян, предлагаемых для обмена ботаническим садом ЯГПИ. Ярославль.

Председатель Ярославского отделения ВБО, *Н. М. Беловашина.*

Директор Ботанического сада
Ярославского государственного
педагогического института *В. А. Чирков.*

Получено 26 I 1976.

*Vol. LXI* *№ 10*

October, 1976

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

## CONTENTS

Page

**N. N. Zabinkova, M. E. Kirpicznikov.** The project of standartization of Russian names of vascular plant families . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1337

**N. N. Tzvelev.** On the origin of arctic grasses (*Poaceae*) . . . . . . . . . . . . 1354

**P. I. Dorofeev.** On the taxonomy of the tertiary *Taxodium* . . . . . . . . . . . 1364

**I. M. Kravkina.** The cuticle structure of some representatives of *Fabaceae* growing in various ecological conditions . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1374

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH . . . . . . . . . . . . . . . 1383

**I. S. Iljina, N. V. Kobeleva.** The experience of quantitative analysis of a geobotanical map with the purpose of subdivision. (1383). — **L. S. Gurevich, A. M. Becker.** Application of a new fluorimetric method for quantitative determination of indolylacetic acid in plant tissues. (1400).

NEW TAXA . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1408

**V. P. Botschantzev.** New genus *Chenoleoides* (Ulbrich) Botsch. (*Chenopodiaceae*). (1408).

REPORTS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1410

**A. P. Ravinskaya, E. A. Vainstein.** The influence of extracts of lichen acids on algae. (1410). — **N. N. Kachura.** The ontogenesis and age groups of butter-bur *Petasites amplus* Kit. (*Compositae*) on Sakhalin. (1416). — **T. V. Gendels.** Anatomical structure of leaf in *Aegilops mutica* Boiss. (*Poaceae*) in connection with the taxonomic position of this species. (1425). — **T. I. Vassilchenko.** The present state of locations of *Betula humilis* var. *cretacea* Litv. in cretaceous deposits of Kursk region. (1428). — **S. Yu. Lipschitz.** To the knowledge of the genus *Saussurea* DC. 5. (1430). — **V. V. Boczantzeva.** Neglected species *Crambe caspica* Hablizl (*Cruciferae*). (1440). — **V. V. Boczantzeva.** Chromosome numbers of two shrubs from the family *Leguminosae.* (1441). — **W. A. Martynenko.** The bounderies of nemoral species in the North-East of the European part of the U.S.S.R. (1441). — **A. A. Schulz.** Adventive flora on the territory of Riga railway junctions. (1445). — **L. Grupche, R. Grupche.** The anabiosis of two species of *Ramondia* (*Gesneriaceae*) from Balkan peninsula. (1454).

BOTANICAL JOURNEYS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1459

**V. V. Petrov.** Botanical impressions from a trip to Australia. (1459).

REVIEWS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1468

**B. A. Yurtsev.** (A review). General and regional problems in florogenetics. (The discussion of the book by *R. V. Kamelin* «A florogenetic analysis of natural flora of mountainous Middle Asia», 1973). (1468). — **V. N. Tikhomirov.** (A review). The first summary on home herbariums. *I. T. Vassilchenko, L. I. Vassilyeva.* The herbariums of the Soviet Union. 1975. (1479). — **V. D. Lopatin.** (A review). Types of bogs of the U.S.S.R. and the principles of their classification. 1974. (1482).

CHRONICLE . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1486

**N. M. Belovashina, V. A. Chirkov.** Fifty years of the Botanical garden in Yaroslavl. (1486).

К ст. П. И. Дорофеева, стр. 1367

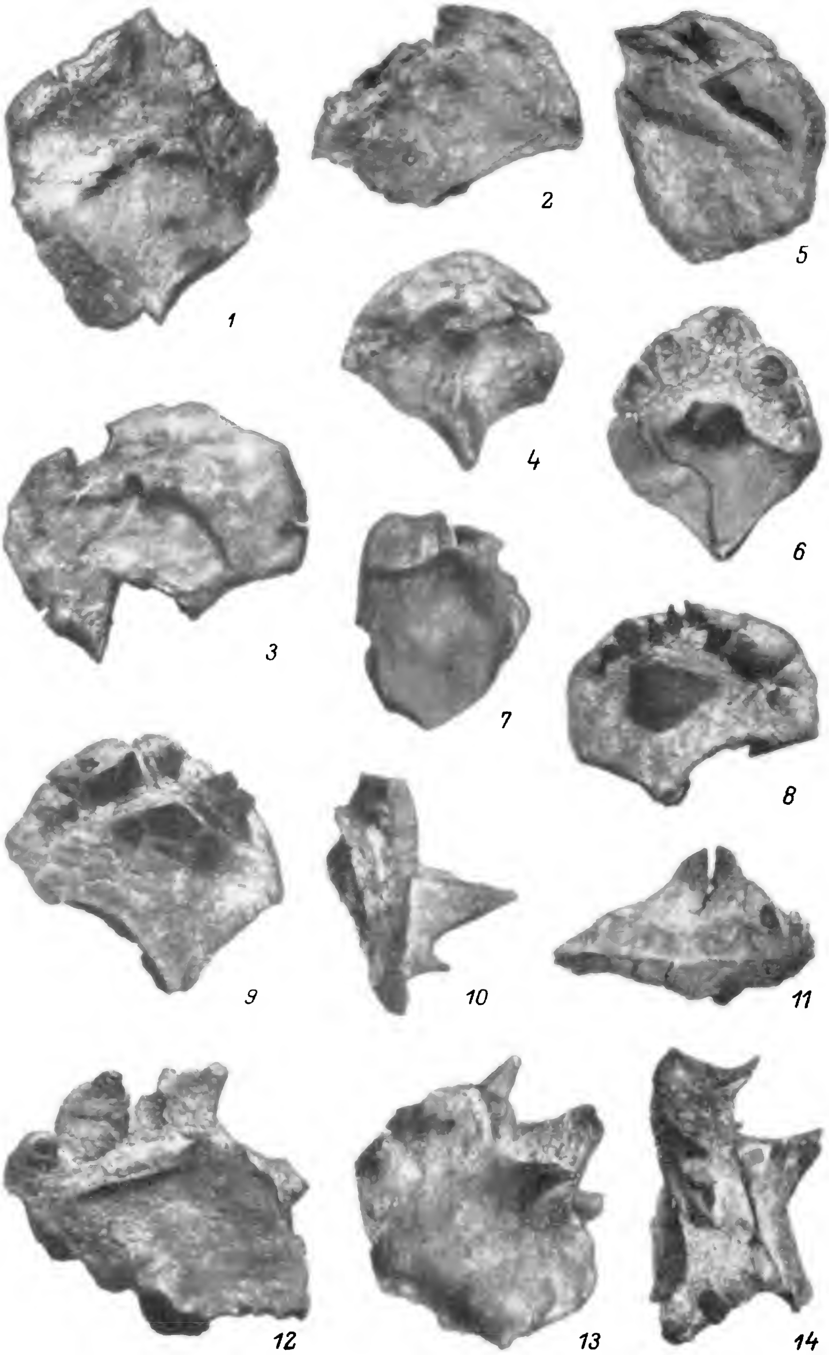


Таблица I

Чешуи *Taxodium*, × 4.3.

*1—4* — *T. tavdense* Dorof. sp. nov., Нижняя Пристань на Тавде Тюменской области, олигоцен; *5—14* — *T. distichum-miocenum* Heer. Светлогорск Калининградской области, олигоцен.

К ст. П. И. Дорофеева, стр. 1369

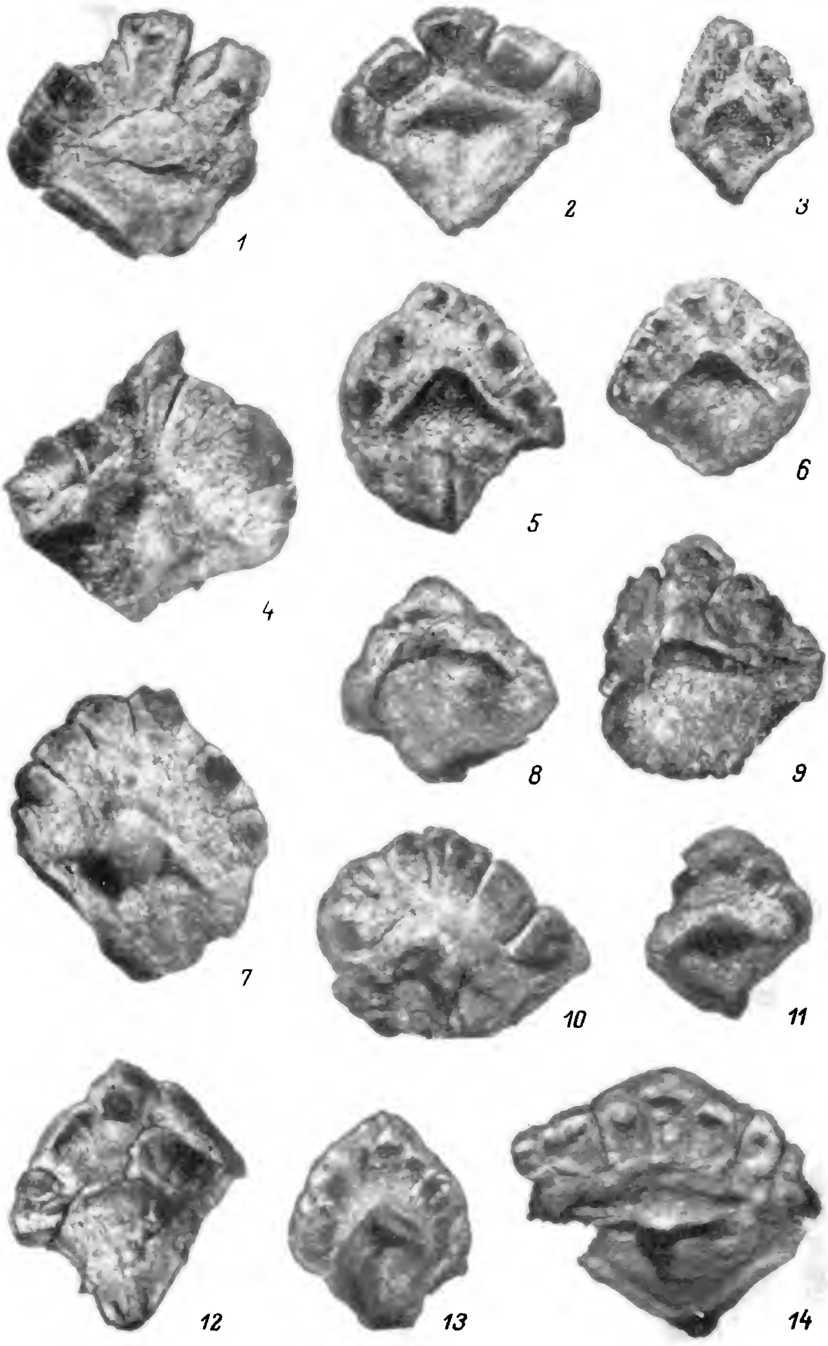


Таблица II

Чешуи *Taxodium* из олигоцена Томской области, × 4.3.

*1—13* — *T. tymense* Dorof. sp. nov., Дунаевский Яр на р. Тым; *14* — *T. tomskianum* Dorof. sp. nov.; Белый Яр на р. Тым.

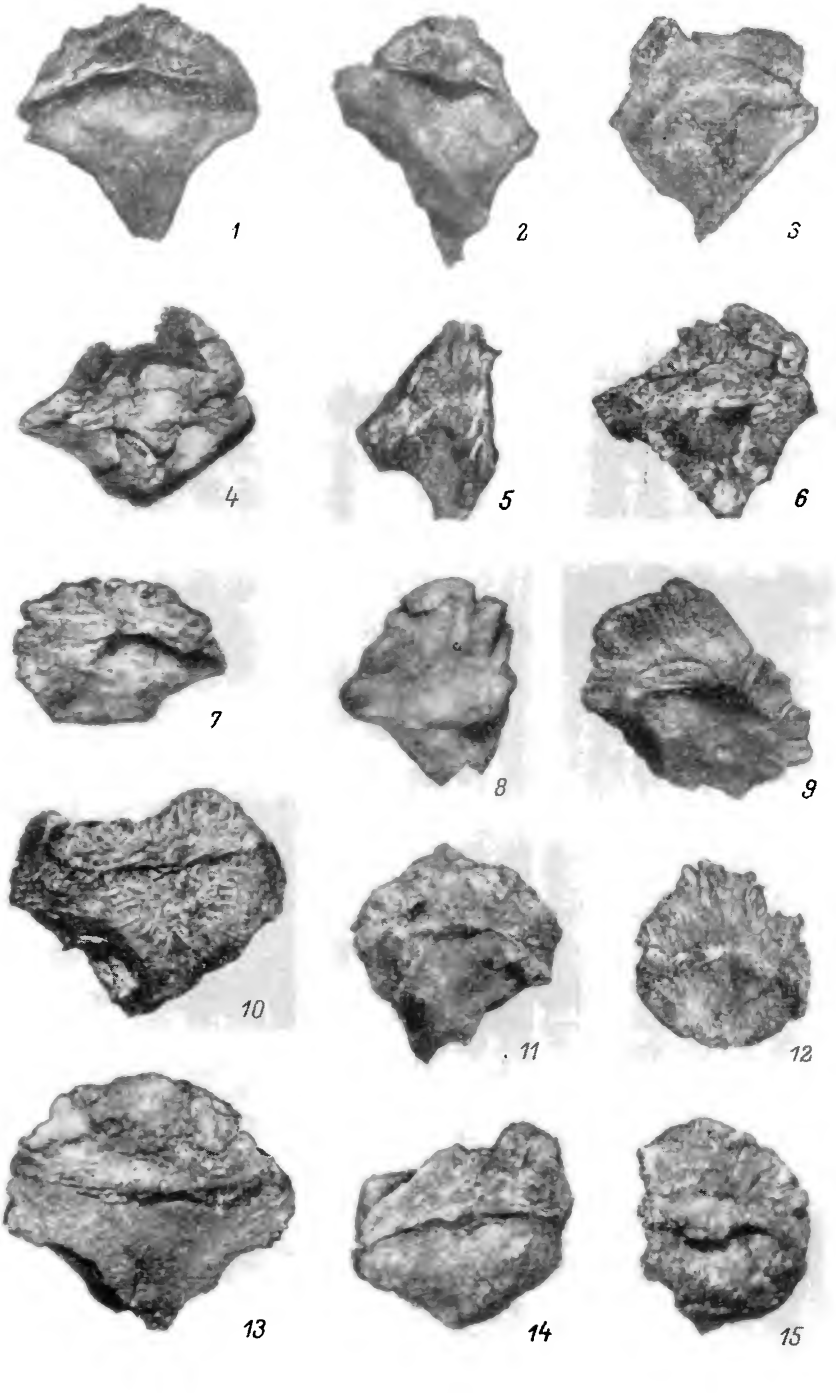


Таблица III

*Taxodium rossicum* Dorof. sp. nov. (*1—15*). Чешуи, × 4.3.

Тамбовская область, миоцен: *1*, *5*, *6* — Вольная Вершина, скв. 24, гл. 33.5—35 м; *2*, *10*, *11*, *13*, *15* — Родионовские Выселки, скв. 63, гл. 24—25 м; *3* — Вольная Вершина, скв. 108, гл. 54—60; *4*, *7*, *12*, *14* — Красный Куст, скв. 65, гл. 30, 6—33 м; *8*, *9* — Лаврово, скв. 57, гл. 97—100 м.

К ст. П. И. Дорофеева, стр. 1367—1372

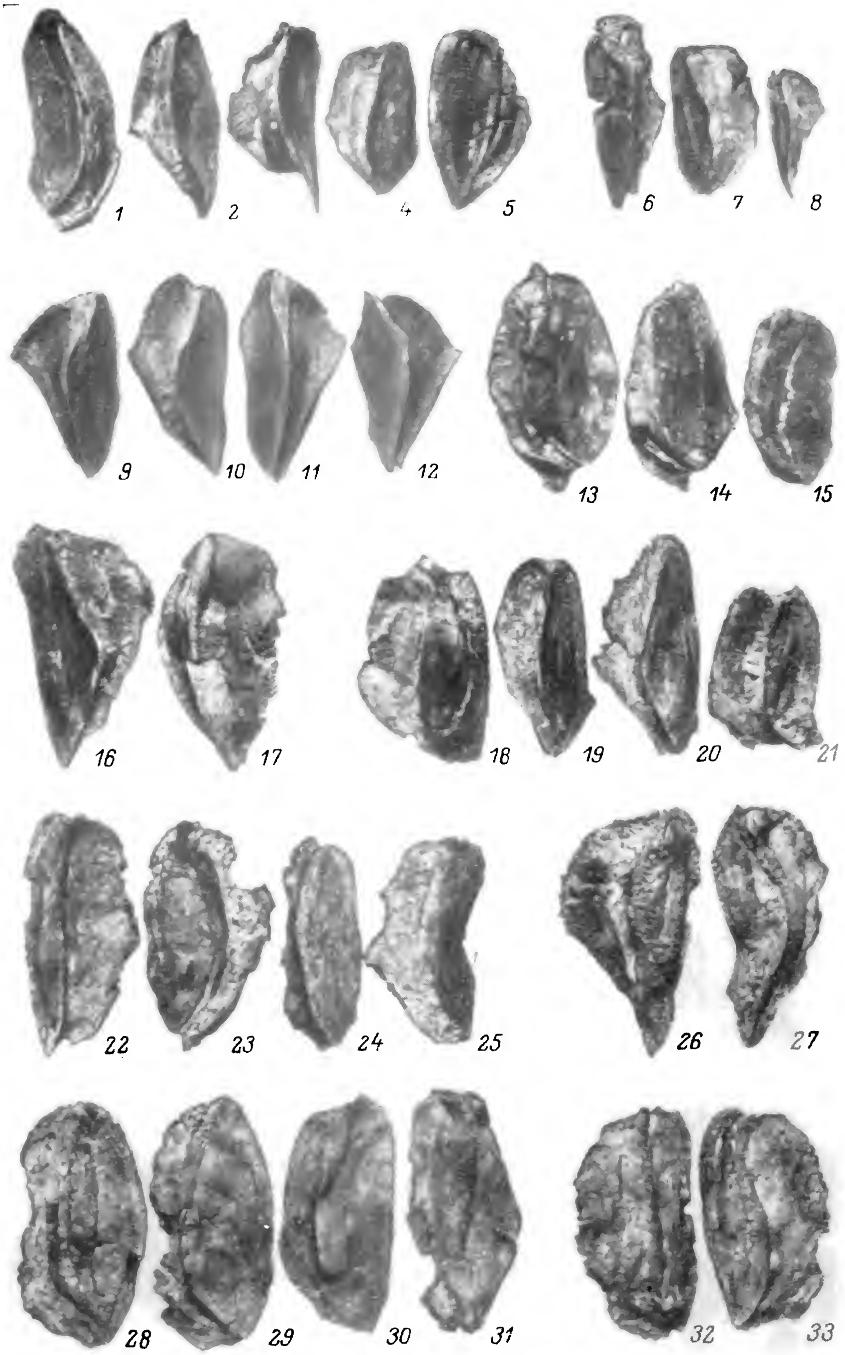


Таблица IV

Семена *Taxodium* × 4.

*1—8* — *T. rossicum* Dorof. sp. nov. (*1—5* — Вольная Вершина, скв. 24, гл. 33.5—35 м; *6—8* — Согласие, скв. 44, гл. 45—47 м, все семена из Тамбовской области, миоцен); *9—12* — *T. heeri* Dorof. sp. nov., Отрадное Калининградской области, олигоцен; *13—17* — *T. tomskianum* Dorof. sp. nov., Белый Яр на р. Тым Томской области, олигоцен; *18—21* — *T. distichum-miocenum* Heer, Светлогорск Калининградской области, олигоцен; *22—27* — *T. tymense* Dorof. sp. nov., Дунаевский Яр на р. Тым Томской области, олигоцен; *28—33* — *T. tavdense* Dorof. sp. nov., Нижняя Пристань на р. Тавде Тюменской области, олигоцен.

К ст. И. М. Кравкиной, стр. 1377

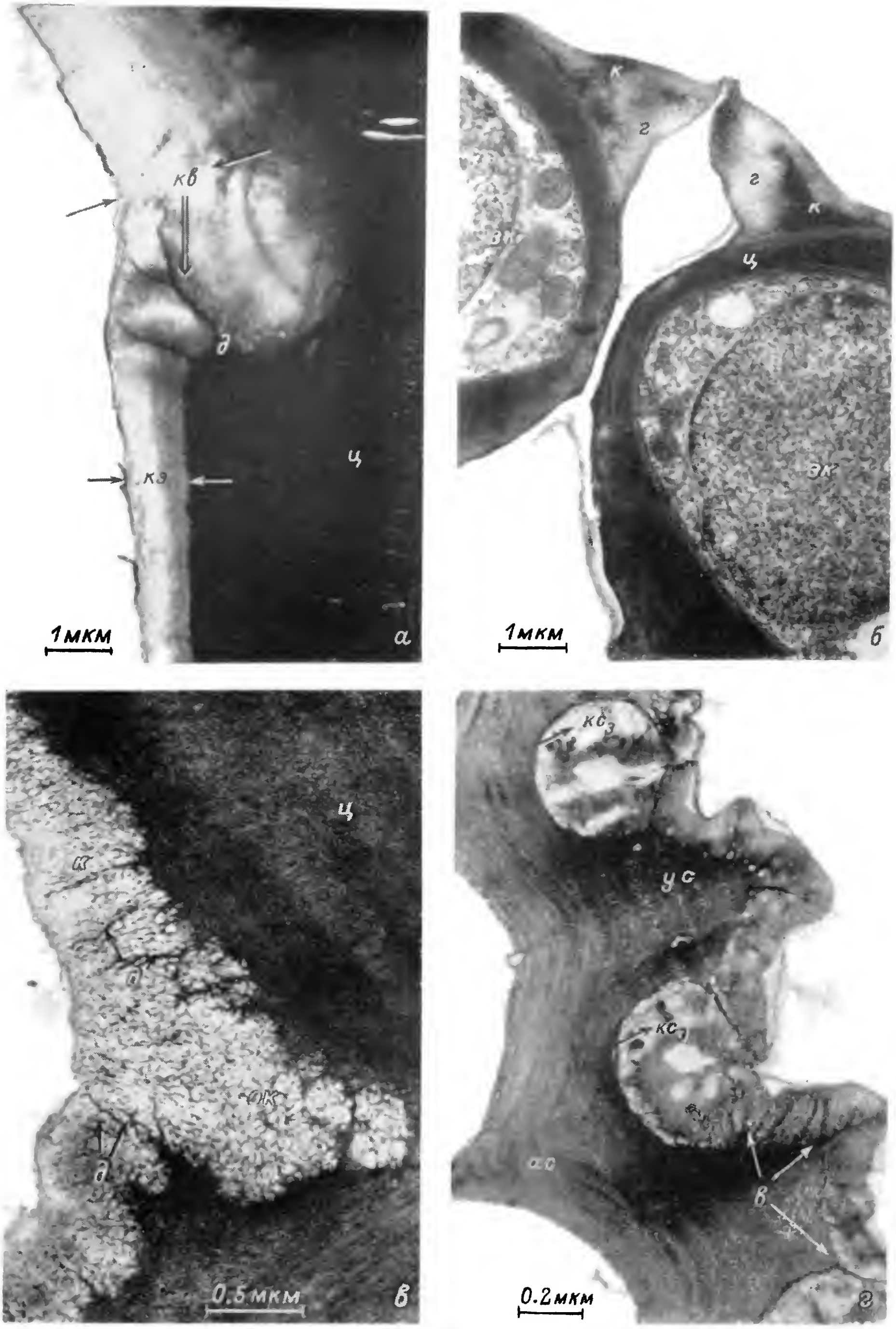


Таблица I

*а* — кутикула основания кроющего волоска и соседней с ним клетки эпидермы листа *Vicia cracca* L.; *б* — фрагмент замыкающих клеток устьица листа *Neptunia oleracea* Lour.; *в* — отложение кутикулы над антиклинальной стенкой клеток мезофилла листа *Astragalus richardsonii* Sheldon; *г* — наружные стенки эпидермальных клеток листа *Alhagi canescens* (Bunge) Shap.

В табл. I—IV: *ас* — антиклинальная стенка, *в* — клиновидный вырост наружной стенки, *г* — кутикулярный гребень устьица, *д* — дендриты, *зк* — замыкающая клетка устьица, *к* — кутикула, *кв* — кутикула основания кроющего волоска, $кс_1$, $кс_2$, $кс_3$ — слои кутикулы (соответственно 1, 2, 3), *кэ* — кутикула основных эпидермальных клеток, *ок* — отложение кутикулы, *ус* — утолщение наружной стенки, *ц* — целлюлозный наружный слой стенки, *эв* — электроннопрозрачные включения.

К ст. И. М. Кравкиной, стр. 1378

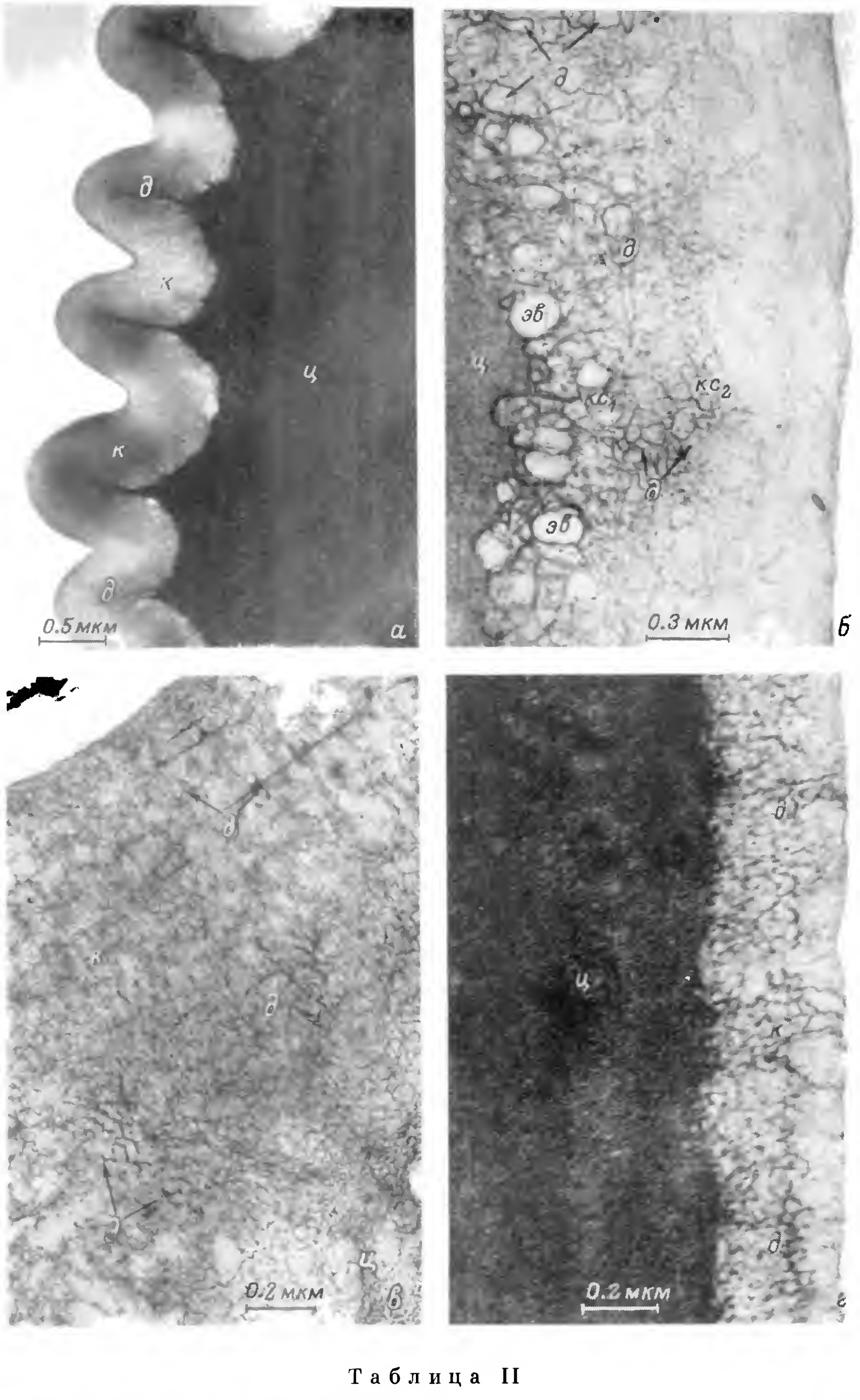


Таблица II

*а* — участок наружной стенки эпидермальной клетки края листа *Vicia cracca* L.; *б—г* — кутикула клетки эпидермы листа: *б* — *Alhagi canescens* (Bunge) Shap., *в* — *Astragalus paucijugus* C. A. Mey., *г* — *A. surchanensis* M. Pop.

К ст. И. М. Кравкиной, стр. 1378

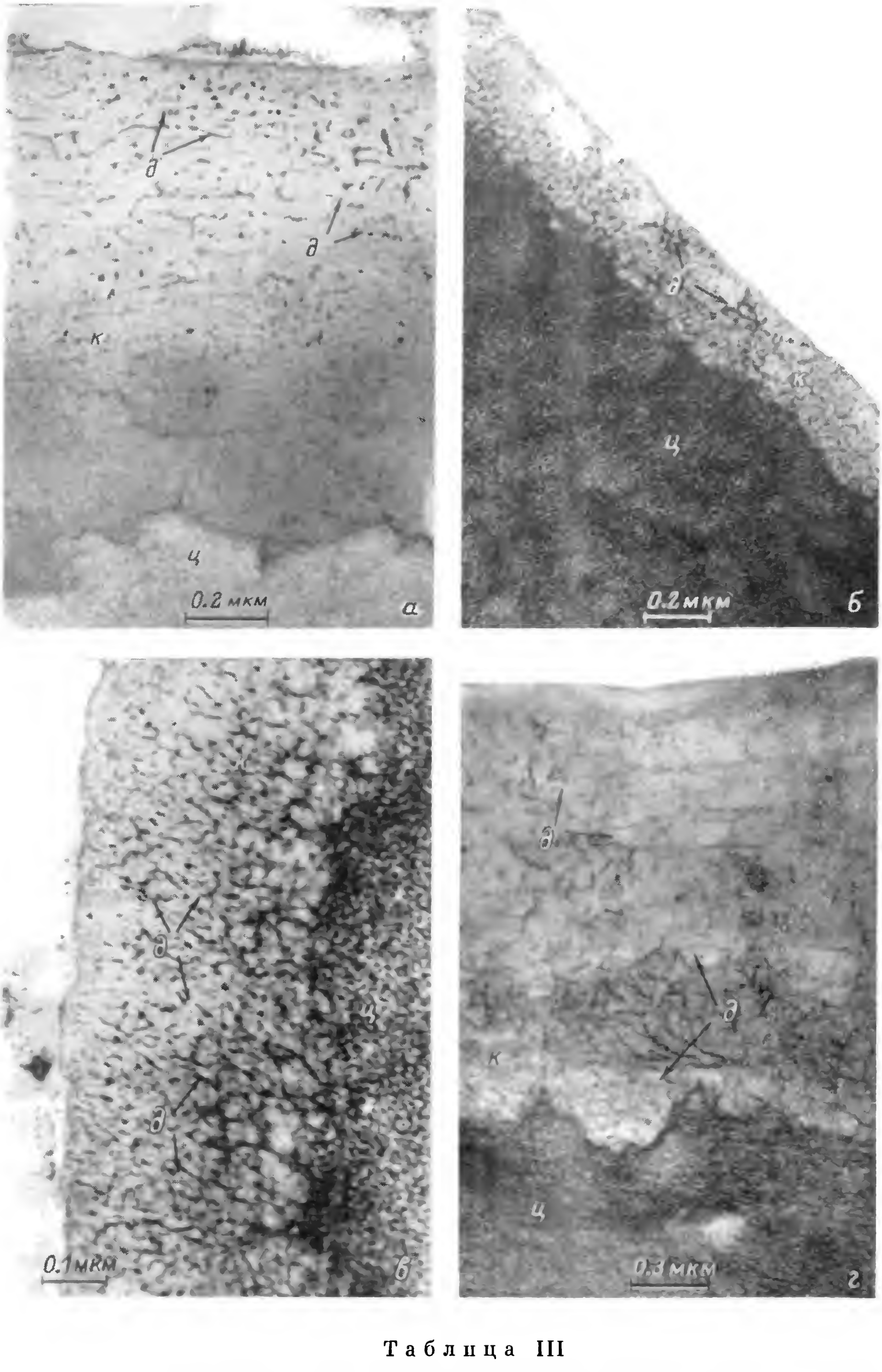


Таблица III

*а*, *г* — кутикула клетки эпидермы листа: *а* — *Prosopis stephoniana* (Willd.) Kunth, *г* — *Oxytropis gorodkovii* Jurtz.; *б* — кутикула над центральной жилкой листа *Neptunia oleracea* Lour.; *в* — кутикула края листа *Astragalus alpinus* L.

К ст. И. М. Кравкиной, стр. 1378

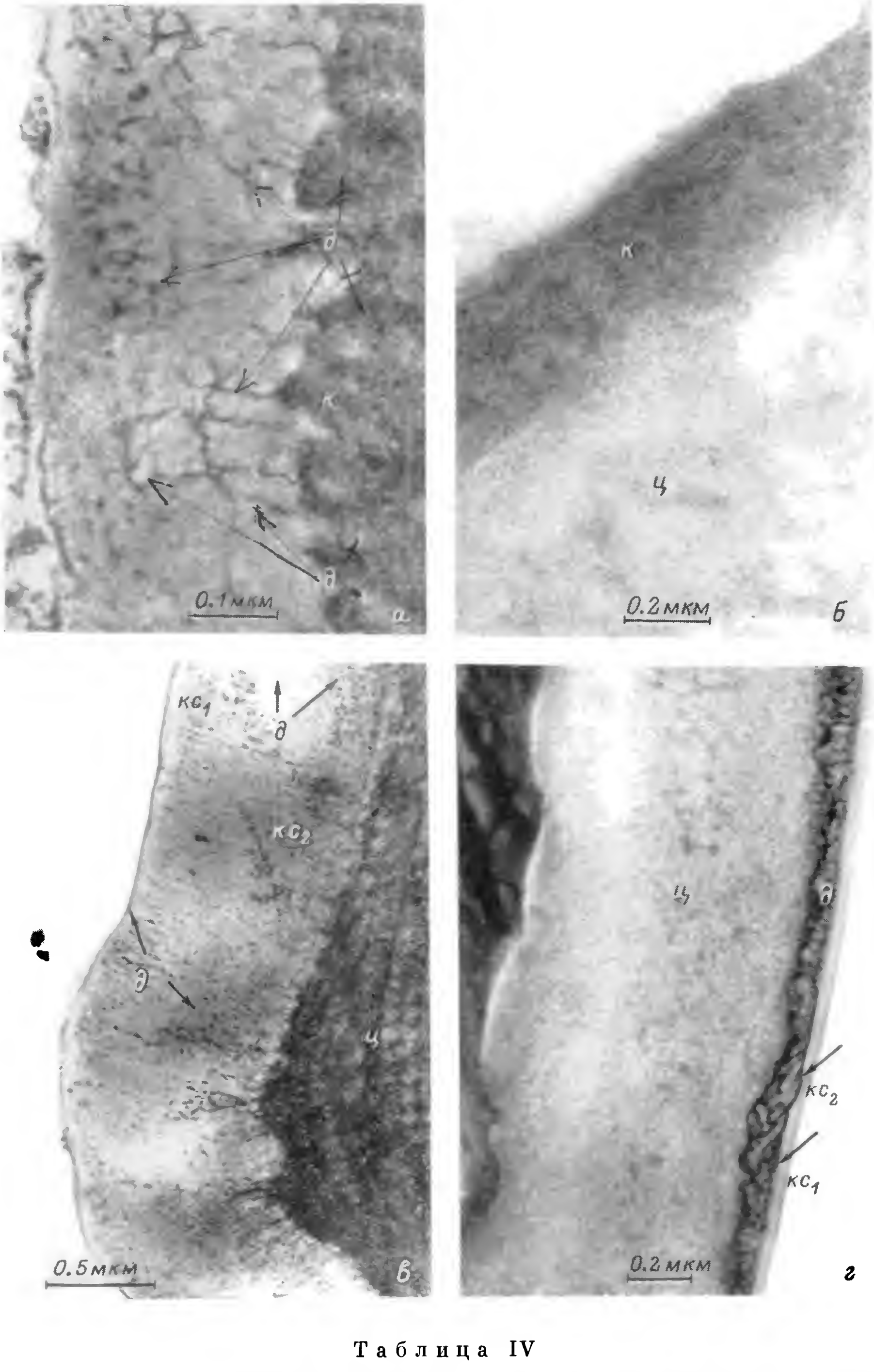


Таблица IV

*а*, *б* — кутикула листа *Astragalus sempervirens* Lam.: *а* — при добавлении к фиксатору рутения красного, *б* — при обычной фиксации глутаровым альдегидом и четырехокисью осмия (в обоих случаях контрастирование цитратом свинца не производилось); *в*, *г* — кутикула листа: *в* — *Vicia cracca* L., *г* — *Neptunia oleracea*.

# СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

**Н. Н. Забинкова, М. Э. Кирпичников.** Проект стандартизации русских названий семейств сосудистых растений . . . . . . . . . . . . . . . . . 1337
**Н. Н. Цвелев.** О происхождении арктических злаков (*Poaceae*) . . . . . . . . 1354
**П. И. Дорофеев.** К систематике третичных *Taxodium* . . . . . . . . . . . . 1364
**И. М. Кравкина.** Строение кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях . . . . . 1374

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . . . . . . . 1383

**И. С. Ильина, Н. В. Кобелева.** Опыт количественного анализа геоботанической карты с целью районирования. (1383). — **Л. С. Гуревич, А. М. Беккер.** Применение новой флуориметрической методики для количественного определения индолилуксусной кислоты в растительных тканях. (1400).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1408

**В. П. Бочанцев.** Новый род *Chenoleoides* (Ulbrich) Botsch. (*Chenopodiaceae*). (1408).

СООБЩЕНИЯ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1410

**А. П. Равинская, Е. А. Вайнштейн.** Влияние экстрактов из лишайниковых кислот на водоросли. (1410). — **Н. Н. Качура.** Онтогенез и возрастные группы белокопытника *Petasites amplus* Kit. (*Compositae*) на Сахалине. (1416). — **Т. В. Гендельс.** Анатомическое строение листа *Aegilops mutica* Boiss. (*Poaceae*) в связи с систематическим положением этого вида. (1425). — **Т. Н. Васильченко.** Современное состояние местонахождений *Betula humilis* var. *cretacea* Litv. на меловых отложениях в Курской области. (1428). — **С. Ю. Липшиц.** К познанию рода *Saussurea* DC. 5. (1430). — **В. В. Бочанцева.** Забытый вид *Crambe caspica* Hablizl (*Cruciferae*). (1440). — **В. В. Бочанцева.** Хромосомные числа двух кустарников из сем. *Leguminosae*. (1441). — **В. А. Мартыненко.** Границы неморальных видов на северо-востоке европейской части СССР. (1441). — **А. А. Шулц.** Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. (1445). — **Л. Групче, Р. Групче.** Анабиоз двух видов *Ramondia* (*Gesneriaceae*) Балканского полуострова. (1454).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ . . . . . . . . . . . . . . 1459

**В. В. Петров.** Ботанические впечатления от поездки по Австралии. (1459).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . . . . . . . . . . . . . . 1468

**Б. А. Юрцев.** Общие и региональные вопросы флорогенетики (к обсуждению книги Р. В. Камелина «Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии». 1973. (1468). — **В. Н. Тихомиров.** (Рецензия). Первая сводка об отечественных гербариях. *И. Т. Васильченко, Л. И. Васильева.* Гербарии Советского Союза. 1975. (1479). — **В. Д. Лопатин.** (Рецензия). Типы болот СССР и принципы их классификации. 1974. (1482).

ХРОНИКА . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1486

**Н. М. Беловашина, В. А. Чирков.** Ботаническому саду в Ярославле 50 лет. (1486).

*Адрес редакции «Ботанического журнала»:*
*199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12*
*Ленинградское отделение издательства «Наука»*

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Р. Г. Гершинская* и *Г. А. Мошкина*

Сдано в набор 2/VII 1976 г. Подписано к печати 29/IX 1976 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 9¹/₂ + 4 вкл. (¹/₂ п. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.25. Тип. зак. 1361.
М-37426. Тираж 2603.

---

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056